Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands

Helmut Mayr

1979

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547009_0048

Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Geowissenschaften
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
HELMUT MAYR
aus München

München 1979

1. Berichterstatter: Prof. Dr. V. Fahlbusch

2. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Herm

Tag der mündlichen Prüfung: 6.8.1979

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

DISSERTATIONS - UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2809090

Inhaltsverzeichnis Seite

Inhaltsverzeichnis II

Vorwort IV

1. Einleitung VI

2. Systematischer Teil 1

2.1. Subfamilie Glirinae 1

2.1.1. Gattung Bransatoglis 1

2.1.1.1. Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT) 1

2.1.2. Gattung Glis 16

2.1.2.1. Glis apertus n. sp. 16

2.1.3. Gattung Myoglis 25

2.1.3.1. Myoglis antecedens n. sp. 25

2.1.3.2. Myoglis meini (DE BRUIJN) 35

2.1.4. Gattung Eomuscardinus 40

2.1.4.1. Eomuscardinus sansaniensis (LARTET) 40

2.1.4.2. Eomuscardinus aff. sansaniensis 43

2.1.5. Gattung Muscardinus 50

2.1.5.1. Muscardinus pliocaenicus hispanicus DE BRUIJN 50

2.1.6. Gattung Glirudinus 54

2.1.6.1. Glirudinus modestus (DEHM) 57

2.1.6.2. Glirudinus gracilis (DEHM) 96

2.1.6.3 Glirudinus undosus n. sp. 122

2.2. Subfamilie Dryomyinae 141

2.2.1. Gattung Pseudodryomys 141

2.2.1.1. Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN 142

2.2.1.2. Pseudodryomys simplicidens DE BRUIJN 147

2.2.2. Gattung Miodyromys 151

2.2.2.1. Miodyromys hamadryas hamadryas (MAJOR) 153

2.2.2.2. Miodyromys hamadryas biradiculus n.ssp. 172

2.2.2.3. Miodyromys aegercii (BAUDELOT) 187

Seite

2.2.2.4. Miodyromys vagus n. sp. 235

2.2.3. Gattung Prodryomys n. gen. 246

2.2.3.1. Prodryomys satus n. gen. et n. sp. 246

2.2.4 Gattung Eliomys 253

2.2.4.1. Eliomys assimilis n. sp. 253

2.2.4.2. Eliomys reductus n. sp. 258

2.3 Subfamilie Glirulinae 265

2.3.1. Gattung Paraglirulus 265

2.3.1.1. Paraglirulus diremptus n. sp. 267

2.3.1.2. Paraglirulus conjunctus n. sp. 275

2.3.1.3. Paraglirulus werenfelsi ENGESSER 289

2.3.2. Gattung Microdyromys 304

2.3.2.1. Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG) 306

2.3.2.2. Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT) 307

3. Stratigraphische Ergebnisse 336

3.1. Langenmoosen, Eitensheim, Adelschlag und Hesselohe 336

3.2. Schönenberg 340

3.3. Sandelzhausen 342

3.4. Goldberg und Steinberg 344

3.5. Kleineisenbach 345

3.6. Giggenhausen 346

3.7. Marktl 347

3.8. Hammerschmiede 348

4. Ökologie 350

4.1. Grundlagen 350

4.2. Anreicherungsmechanismen 352

4.3. Zusammensetzung der Gliridenfauna als Interpretation der Landschaft 353

4.4. Zusammensetzung der Gliridenfauna als Interpretation des Klimas 356

5. Zusammenfassung 362

Literaturverzeichnis 367

Vorwort

Die vorliegende Arbeit wurde mir von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, übertragen. Mein Dank gilt ihm, der durch sein reges Interesse an der Weiterführung ihre Fertigstellung förderte und mir bei der endgültigen Gestaltung und Umfang dieses Themas freie Hand ließ.

Eine intensive Einführung in die Problematik dieser Tiergruppe verdanke ich Herrn Prof. Dr. H. DE BRUIJN, der mir stets mit wertvollen Hinweisen, Diskussionen und unveröffentlichtem Material helfen konnte.

Die Herren Prof. Dr. R. DEHM und Prof. Dr. D. HERM gestatteten mir die Benutzung sämtlicher Einrichtungen des Institutes und der Sammlung.

Eine überaus fruchtbare Zusammenarbeit verband mich mit Herrn Prof. Dr. W. JUNG, dessen freundschaftlicher Rat und konstruktive Kritik mir über viele Klippen hinweg half.

Mit meinem Freunde R. DAAMS aus Groningen verband mich ein enger, vorbehaltloser Austausch von Ideen, unveröffentlichtem Material und Manuskripten.

Die Herren Dr. K. HEISSIG und Dr. N. SCHMIDT-KITTLER waren mir durch Kritik und Diskussion behilflich.

Meinen Kollegen S. ABUSCH, R. HÖFLING, E. RIEBER, W. v. SCHAIK, G. SCHAIRER, H. SCHAUDERNA und W. WERNER schulde ich freundschaftlichen Dank.

Danken möchte ich ferner den Direktoren und Verwaltern folgender Museen, die mir freundlicherweise Material zur Verfügung stellten:
Prof. Dr. J. HÜRZELER, Basel; H. P. MEIN, Lyon; Prof. Dr. M. CRUSAFONT-PAIRÓ, Sabadell; Prof. Dr. H. DE BRUIJN, Utrecht.

Bei der Anfertigung der Fototafeln und Diagramme standen

mir die Herren H. FRANK und F. HÖCK mit wertvollen Hinweisen zur Seite.

Ohne die hilfebereite Unterstützung von Herrn H. MERTEL (THS) wäre manche Bergung von Schlämmgut nicht möglich gewesen.

An dieser Stelle sei auch aller namentlich nicht genannten Freunde und Kollegen gedacht, die durch Ratschläge, Hinweise und Diskussionen das Zustandekommen dieser Arbeit förderten.

Nicht zuletzt danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die mir durch Gewährung einer Anstellung die Durchführung dieser Arbeit ermöglichte.

EINLEITUNG

Das mir vorgelegene Material von über 3000 Zähnen stammt aus den Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse, Travertinkalken des Gold- und Steinberges im Nördlinger Ries und Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura. Die Gliriden einiger Fundstellen - wie z.B. Bissingen (SCHAIK 1957), Wintershof-West (DEHM 1950) und Langenmoosen (DEHM 1952) - waren zwar schon einmal bearbeitet, doch erforderte das in der Zwischenzeit aus Lokalitäten Frankreichs, Süddeutschlands und Spaniens angewachsene Material eine erneute Überprüfung, um spezielle, entwicklungsgeschichtlich interessante Reihen zu verfolgen und regionale Aspekte einzelner Verbreitungsgebiete berücksichtigen zu können.

Eine erstmalige Zusammenstellung der wichtigsten fossilen Gliridengattungen erfolgte durch STEHLIN & SCHAUB 1950 innerhalb der "Trigonodontie der simplicidenten Nager". Darin enthalten waren auch die damals vermuteten entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge. Es war das Verdienst von DEHM 1950, zu demonstrieren, welche zahnmorphologische Variation bei dieser Tiergruppe innerhalb einer Art bestehen konnte (Wintershof-West). In den darauffolgenden Jahren waren zwei Tendenzen bei der Bearbeitung der fossilen Gliriden zu erkennen. Zum einen waren die beschriebenen Gattungen und Arten meist Bestandteile einer größeren Faunengemeinschaft und ihre systematische Zuordnung von geringerem Interesse, zum anderen wurden fossile Gliriden meist sogenannten Sammelgattungen, z.B. Peridyromys oder Dryomys zugeordnet, da Material und Fundstellen nahezu unübersichtlich wurden.

Mit der Arbeit von DE BRUIJN (1966, 1967) über spanische Gliriden, die aus stratifizierten, sicheren Profilen stammten, kam nicht nur eine neue Formenfülle zutage, sondern auch der Nachweis, die einzelnen Arten bzw. deren

Entwicklungshöhe als Hilfsmittel zur Stratigraphie zu nutzen. In rascher Folge erschienen dann durch die holländische Schule (DE WEERD 1976, DAAMS 1974, 1976) Arbeiten, die außer neuem Material stratigraphische und paläogeographische Aspekte an fossilen Gliriden berücksichtigten. Nicht zu vergessen sind dabei die Arbeiten der französischen Schule wie THALER 1966, DE BONIS 1973, HUGUENEY 1967, 1968, 1969 und MEIN 1958, 1975. Letzterer gab die entscheidenden Impulse mit seinem Vorschlag der "Mammal Neogene Units" zur Gliederung des Tertiärs aufgrund von typischen Säugetierfaunenelementen.

Das ursprüngliche Ziel der Arbeit war zunächst, die Gliriden der Oberen Süßwassermolasse Bayerns (einschließlich der vermeintlich artenreichen Fundstellen Goldberg und Steinberg im Ries) zu erfassen und sie mit spanischen oder französischen Formen zu vergleichen.
Eine weitere Aufgabe sollte darin bestehen, die erstmals durch DEHM 1955 erstellte Gliederung der Oberen Süßwassermolasse mit Hilfe der Gliridenfaunen (Entwicklungshöhe und unterschiedliches Auftreten einzelner Arten) zu verfeinern, wie es durch FAHLBUSCH (1964, 1970) aufgrund der Cricetiden und Eomyiden unternommen wurde. Zeitliche Dokumentationslücken und teilweise ungenügende Überlieferung zwangen zu erneuter Prospektion.
Aus einigen Fundstellen wurden noch zusätzliche Materialien gewonnen und neu entdeckte Lokalitäten berücksichtigt (Kleineisenbach, Hammerschmiede und Hillenlohe). Das während der Arbeit angewachsene Material auch aus außerbayerischen Fundstellen und die damit verbundenen Probleme zwangen zu einer Erweiterung der vorgesehenen Arbeit und aus phylogenetischen Überlegungen zur Miteinbeziehung einiger Gliridenfaunen aus Spaltenfüllungen.

Um Verwirrungen bezüglich der zeitlich unterschiedlich fixierten Begriffe wie etwa "Mittelmiozän" oder "Sarmat" zu vermeiden, orientiert sich die stratigraphische Einordnung der Fundstellen an den sog. "Mammal Ages". Auf-

grund absoluter Daten, der Evolutionshöhe und des unterschiedlichen Auftretens verschiedener Gattungen und Arten war in den meisten Fällen eine Annäherung an die Referenzlokalitäten der Mammal Neogene Units MN 0 - 9 (MEIN 1975) möglich. Wertvolle Grundlagen zur stratifizierten Einstufung der Fundstellen waren die Arbeiten von FAHLBUSCH über Cricetiden (1964) und Eomyiden (1970) der Spaltenfüllungen und Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands.

Das Material aus beiden Bereichen umfaßte in der Regel Einzelzähne, von den Fundstellen Goldberg und Steinberg waren in größerem Maße auch bezahnte Kieferreihen überliefert.

Die Längen-Breiten-Maße wurden mit zwei verschiedenen Meßeinrichtungen ermittelt. Zu Anfang der Arbeit stand nur ein Okularmaßstab in einem Wild-Stereomikroskop zur Verfügung. Danach leistete ein Wild-Stereomikroskop mit einer Censor-Meßeinrichtung gute Dienste. Die Meßgenauigkeit beträgt $\pm$ 0,02 mm; die Maße sind in Millimetern angegeben.
Bei der Angabe der Breitenmaße an den Zähnen wurden jeweils die Maximalbreiten gemessen.

Die Zeichnungen sind mit Hilfe des Wild-Stereomikroskops M 5 mit Zeichenspiegel angefertigt. Die mit Magnesiumoxyd bedampften Objekte wurden mit einer automatischen Kamera (Leitz-Orthomat) aufgenommen. Alle Tafelfiguren sind im selben Abbildungsmaßstab (25 x) wiedergegeben, um die Größenrelationen zu unterstreichen. Mit Ausnahme der gezeichneten Tafeln II und IV wurden die Zähne als linke Exemplare abgebildet.

Statistische Angaben finden sich außer im Text auch im Anhang. Neben Durchschnittswerten an den Zahnmaßen wurden jeweils Variationsbreite ($L = x_{max.} - x_{min.}$), Probenvarianz s^2 sowie die Standardabweichung s ermittelt.

(siehe MARSAL 1967). Zur Aufwältigung größeren Materials an drei Fundstellen (Goldberg, Steinberg, Schönenberg) waren im Anhang nicht aufgeführte statistische Vorarbeiten notwendig. Das zur Gattung Miodyromys gerechnete Material der beiden ersten Fundstellen wurde - da wegen der großen Variationsbreite mehrere Arten vermutet - verschiedenen Normal- und Stichprobenverteilungen unterzogen, die diverse metrische und morphologische Einzelheiten berücksichtigten. Das Material erwies sich als homogen, also einer Art zugehörig. Das zunächst als homogen eingeschätzte Material der Gattung Miodyromys aus Schönenberg erwies sich aufgrund dieser Normal- und Stichprobenverteilung als inhomogen. Erst danach konnten auch morphologische Merkmale erkannt werden, die zur Art- bzw. Unterarttrennung führten.
Für eine bessere Übersicht der Längen-Breiten-Darstellungen für hohe Individuenzahlen und mehrere Fundstellen wurden sog. Vertrauensrechtecke (siehe MARSAL 1967, S.60-61) nach dem Student-t-Verfahren erstellt, die neben der metrischen Funktion den Vorteil einer übersichtlichen graphischen Darstellung erbrachten.
Als Untersuchungsmerkmale an Gliridenzähnen dienten:

a) Umriß, Konkavität der Zahnkronen, Zahl der Wurzeln, Größenmaße
b) Anzahl, Ausbildung und Konfiguration der Haupt- und Zusatzgrate.

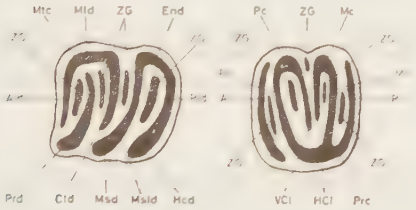
Da die einzelnen Merkmale bei der Bearbeitung der Gattungen und Arten aufgeführt werden, sei hier nicht näher darauf eingegangen.

Wie es bisher an den unteren Molaren üblich war, die M_1 und M_2 getrennt zu behandeln, so wurden an den oberen Molaren ebenfalls die M^1 und M^2 in Größe und Morphologie erstmalig unterschieden. Als sicheres Merkmal gilt dabei der Verlauf des Protolophs. Während dieser Grat am M^1 bogenförmig in einem Zug von labial nach lingual läuft und einen immer breiteren Abstand zum Anteroloph ein-

nimmt, zieht er am M^2 zunächst mit geringerer Krümmung mehr oder weniger parallel dem Anteroloph zum Lingualrand der Zahnkrone. Dort biegt er nach rückwärts und verläuft parallel dem Lingualrand zum Hinterende des Zahnes. Mit der Unterscheidung M^1 : M^2 lassen sich bisher nur vermutete Differenzen wie stärkere Molarisierung oder Größenunterschiede nachweisen.

In der nachfolgenden Textabbildung werden die Termini der einzelnen Elemente samt Abkürzungen dargestellt. Dabei wurden die bereits durch DE BRUIJN 1966 und BAUDELOT 1972 aufgestellten Begriffe übernommen. Kompliziertere Zahnmuster - wie bei Glirudinus gracilis - erforderten eine eigene Arbeitsmethode und sind mit Schemazeichnungen im entsprechenden Teil der Systematik zu finden.

Terminologie der Gliridenzähne (nach DE BRUIJN)



Unterer Molar — Oberer Molar

Abkürzungen:

Ald	=	Anterolophid	Al	=	Anteroloph
ZG	=	Zusatzgrat	ZG	=	Zusatzgrat
Mlc	=	Metaconid	Prl	=	Protoloph
Mld	=	Metalophid	Pc	=	Paraconus
End	=	Endoconid	Mc	=	Metaconus
Pld	=	Posterolophid	Ml	=	Metaloph
Hcd	=	Hypoconid	Pl	=	Postcristoph
Msd	=	Mesoconid	Prc	=	Protoconus
Cld	=	Centrolophid	HCl	=	Hinterer Centroloph
Prd	=	Protoconid	VCl	=	Vorderer Centroloph
Msld	=	Mesolophid			

Neben der Terminologie der Gliridenzähne nach DE BRUIJN (1966, 1967) wurden noch folgende Abkürzungen verwendet:

Obere Molaren:

AER = Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph,
AC = Vorderer Centroloph,
M = Extragrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph,
PC = Hinterer Centroloph,
PER = Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph.

Untere Molaren:

AER = Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid,
CER_1 = Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid,
CER_2 = Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid,
PER = Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid.

Soweit nicht anders angegeben, wird das Material in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie aufbewahrt.

Eine zusammenfassende tabellarische Übersicht der statistischen Werte von Länge und Breite liegt in der Bibliothek des Instituts für Paläontologie und historische Geologie auf.

2. SYSTEMATISCHER TEIL

Familie Gliridae THOMAS, 1897

2.1 Subfamilie Glirinae THOMAS, 1897

2.1.1 Gattung Bransatoglis HUGUENEY, 1967

Typusart: Bransatoglis concavidens HUGUENEY, 1967

Typlokalität: Coderet (MN 0)

Original-Gattungsdiagnose: HUGUENEY, 1967, S. 141

Erweiterte Gattungsdiagnose:
Große Gliriden mit konkaver Kaufläche, außergewöhnlich kräftige und hohe Hauptgrate mit oftmals in sich pendelndem Verlauf. Untere Molaren mit stark betontem Paraconid und Entoconid, obere Molaren mit kräftigem Paraconus und Metaconus sowie zwei Centrolophen.

Problemstellung:
Mit der Beschreibung und Abbildung eines Glis ? spectabilis aus der Spaltenfüllung Wintershof-West durch DEHM 1950 wurde eine der rezenten Gattung Glis glis (L.) ähnliche Form bekanntgemacht, die zum damaligen Zeitpunkt wegen ihrer "Modernität" überraschen mußte. Nach einem Zeitraum von mehr als 25 Jahren hat sich die Zahl der Gattungen bzw. Arten der Formen, die morphologische Ähnlichkeiten mit der rezenten Gattung Glis aufweisen, im Vergleich zu anderen Gattungen nur wenig vermehrt. Europäische Fundstellen erbrachten in der Zeitspanne Oligozän - Pliozän ein Anwachsen auf insgesamt vier Gattungen (Glis, Bransatoglis, Paraglis, Tyrrhenoglis) und sieben Arten.
Dies ist insofern nicht verwunderlich, da Vertreter der "echten" Gattung erst im Oberpliozän wesentlichere Bestand-

teile der Gliridenfaunen werden und im Oligozän und Miozän zu den selteneren Formen zählen. Dazu kommt noch, daß sie - vermutlich aus ökologischen Gründen - auch zahlenmäßig gering in letzteren Faunen vertreten sind, so daß ihre morphologische Variationsbreite in vielen Fällen nur abgeschätzt werden kann. Eine weitere Bearbeitungsschwierigkeit liegt in dem oft unruhigen Gratverlauf der Zähne, die eine Festlegung von Bestimmungsmerkmalen erschwert. In Verbindung mit der geringen Anzahl der Exemplare sind auch die Vergleichsmöglichkeiten mit zeitlich entsprechenden Fundstellen bescheiden.

2.1.1.1 Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT, 1970)

(Taf. I, Fig. 1-7; Taf. II, Fig. 8-15)

1970 Paraglis astaracensis n. sp. - BAUDELOT, S. 303 - 304, Fig. 1

1972 Paraglis astaracensis BAUDELOT, - BAUDELOT, S. 313 - 317, Taf. XI, Fig. 10 - 12

1972 Gliride X^1 nov. gen. et nov. spec. - ENGESSER, S. 231 - 233, Abb. 86 1, 2; Abb. 87

1973 Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT, 1970), - DAAMS, S. 176 - 177, Taf. III, Fig. 10 - 12

Material: Sandelzhausen 1959 II siehe Anhang
Eitensheim 1956 XVIII siehe Anhang
Schönenberg 1966 IV siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^2 re. Sansan 10 001, BAUDELOT, 1970, Taf. XI, Fig. 11

Original-Artdiagnose: siehe BAUDELOT, 1970, S. 303

Erweiterte Artdiagnose: Art der Gattung Bransatoglis. Vorderer oder Hinterer Centroloph endet in einer Labialrandverdickung und bildet zwischen Paraconus und Metaconus einen dritten Hügel. An den oberen Molaren 0 - 2 Zusatzgrate außerhalb des Trigons. An den unteren Molaren jeweils zwischen Anterolophid und Metalophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid ein Zusatzgrat.

Beschreibung des Materials:

Sandelzhausen:

Unterkiefer:

P_4 li.: Sandelzhausen 1959 II 803 Taf. II, Fig. 8

Der gestreckt-ovale, schwach konkave Praemolar besitzt zwei Wurzeln, sein Umriß verbreitert sich von vorne nach hinten kontinuierlich. An Hauptgraten sind vorhanden: Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid. Am Lingualrand sind Anterolophid und Metalophid miteinander verbunden, wobei das Ende des Metalophides T-förmig gestaltet ist und das Centrolophid daneben isoliert steht. Ebenfalls getrennt vom Mesolophid verläuft das Posterolophid. Alle Grate zeigen Verdickungen an ihrem Labial- und Lingualende, insbesondere das Metalophid.

M_1 re.: Sandelzhausen 1959 II 804 Taf. II, Fig. 9

Der dreiwurzelige M_1 zeigt dieselbe Anzahl von Hauptgraten, wie sie am P_4 zu finden sind, dazu tritt noch ein Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Mesolophid und ein Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid. Metalophid und

das extrem lange Centrolophid sind mit dem Lingualrand verbunden, ebenso besteht eine Verbindung zwischen Mesolophid und Posterolophid in diesem Bereich, wobei aber das Lingualende des Mesolophides besonders verdickt ist. Ebenso kräftig sind die Enden von Posterolophid und Mesolophid ausgebildet, letzteres ist leicht nach vorne gebogen. Anterolophid und Metalophid sind zwar am Lingualrand einander angenähert, aber doch noch deutlich voneinander getrennt.

M_2 li.: Sandelzhausen 1959 II 805 Taf. II, Fig. 10

Der ebenfalls dreiwurzelige M_2 zeigt dieselbe Zahl und Anordnung von Haupt- und Zusatzgraten wie der M_1. Der Unterschied zum M_1 liegt vor allem im Umriß (Vorderbreite größer als Hinterbreite) sowie in der leichten Schrägstellung der Grate Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und hinterem Zusatzgrat zur Zahnlängsachse. Am zweiten überlieferten Exemplar fehlt diese Schrägstellung.

M_3 re.: Sandelzhausen 1959 II 806 Taf. II, Fig. 11

Der dreiwurzelige M_3 zeigt die gleiche Anzahl von Graten und Zusatzgraten wie seine Vorgänger. Durch die überaus starke Verdickung der Labialenden von Metalophid und Mesolophid sowie die Isolierung des Centrolophides kommt es zu einer Auflösung des Lingualrandes. Diese Erscheinung ist auch an den beiden übrigen M_3 wahrzunehmen.

Oberkiefer:

P^4 li.: Sandelzhausen 1959 II 807 Taf. II, Fig. 12

Von den drei überlieferten, stark usierten Exemplaren ist dieser Zahn noch am besten zu beurteilen. Der dreiwurzelige

Praemolar mit konkaver Kaufläche zeigt die Grate Anteroloph, Protoloph, Vorderen Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Zwischen Anteroloph und Protoloph ist noch ein kleiner Zusatzgrat eingeschaltet. Auch in stark abgekautem Zustand sind - wie am M^2 - die wulstigen Hügel Paraconus und Metaconus gut zu erkennen. Der Anteroloph ist deutlich kürzer als der Protoloph. Am Lingualrand sind die Grate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden, am Labialrand die drei Grate Anteroloph, Protoloph und Vorderer Centroloph, ebenso Metaloph und Posteroloph. Es ist nicht auszuschließen, daß eine der genannten Verbindungen durch die starke Usur vorgetäuscht wird, da am zweiten Exemplar ein etwas abweichendes Muster zu erkennen ist. Hier sind Metaloph und Posteroloph deutlich vom Metaconus getrennt. Der dritte erhaltene Zahn zeigt wiederum dieselbe Anzahl und Anordnung der Grate wie der erste.

M^1 re.: Sandelzhausen 1959 II 808 Taf. II, Fig. 13

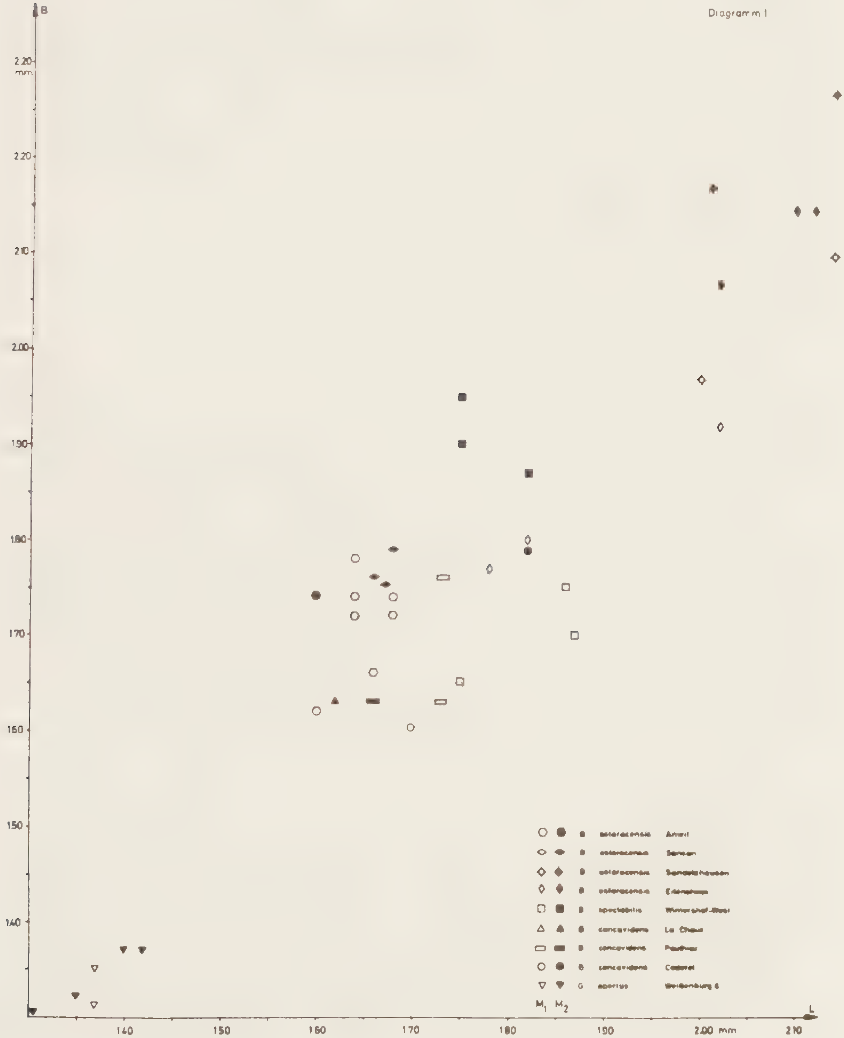
Die Kaufläche des dreiwurzeligen Molaren ist konkav, der Zahnumriß quadratisch gerundet. Neben den sechs ungewöhnlich kräftigen Hauptgraten (Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph, Posteroloph) finden sich noch drei Zusatzgrate von unterschiedlicher Länge und Stärke. Der kräftigste und längste liegt innerhalb des Trigons zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph, von den beiden anderen - außerhalb des Trigons gelegen - liegt der vordere zwischen Anteroloph und Protoloph, der schwächste zwischen Metaloph und Posteroloph. Am Lingualrand münden die Grate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph in einen kräftigen Endoloph. Sie zeigen einen sehr unruhigen Verlauf.
Anteroloph und Posteroloph sind zur Zahnmitte hin gekrümmt. Protoloph und Metaloph verlaufen vom Lingualrand zunächst in gerader Richtung und parallel nach labial, divergieren

aber ab der Hälfte der Zahnbreite. Die Generalrichtung der beiden Centrolophe, die in sich leicht pendelnd verlaufen, ist etwa senkrecht zur Zahnlängsachse gerichtet. Der Vordere Centroloph ist deutlich länger als der Hintere Centroloph und im Bereich der Zahnmitte kurz unterbrochen. Am Labialrand ist Protoloph und Anteroloph mit dem überaus wuchtigen Paraconus verbunden, während der Vordere Centroloph davon isoliert ist. Der Hintere Centroloph ist am Labialrand mit dem Metaconus verbunden, während Metaloph und Posteroloph von diesem Hügel isoliert stehen.

M^2 re: Sandelzhausen 1959 II 809 Taf. II, Fig. 14

Der zweite, obere Molar ist durch eine deutlich geringere Hinterbreite als solcher gekennzeichnet, dazu ist der Paraconus sehr viel kräftiger und höher angelegt als der Metaconus. Zwischen diese beiden Hügel schiebt sich ein dritter ein, der sich als verdicktes Labialende des Hinteren Centrolophs erweist. Der Vordere Centroloph ist mit dem Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph am Labialende verbunden und erreicht nicht den Labialrand des Zahnes, sondern endet am lingualen Fuß des Paraconus. Der Vordere Centroloph - ebenfalls wie am M^1 deutlich länger als der Hintere Centroloph - reicht an diesem Exemplar fast ebenso weit an den Endoloph wie die Grate Protoloph und Metaloph. Am zweiten Exemplar (Sandelzhausen 1959 II 7) markiert der dritte Hügel die verdickte Mündung von Vorderem und Hinterem Centroloph am Labialrand. Beide Grate sind im Lingualteil des Zahnes miteinander verbunden, jedoch weit vor dem Endoloph. Ebenfalls verbunden sind Protoloph und der Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, ihre Verbindung liegt am lingualen Fuß des Paraconus.
Der dritte Zahn (Sandelzhausen 1959 II 7) ist zwar stark usiert, aber der bereits an den übrigen M^{1-2} erwähnte dritte Hügel ist auch hier zu erkennen.

Längen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Glis apertus n. sp., Bransatoglis concavidens HUGUENEY, Bransatoglis spectabilis (DEHM) und Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT) aus den Fundorten Weißenburg 6 – Coderet – Paulhiac – La Chaux – Wintershof-West – Eitensheim – Sandelzhausen – Sansan – Anwil



M^3 li.: Sandelzhausen 1959 II 810 Taf. II, Fig. 15

Von den drei überlieferten Molaren sind nur zwei vollständig erhalten, zwei von dreien sind stark usiert. Ebenso wie der abgebildete Molar ist an den beiden restlichen Exemplaren der Zahnumriß gerundet-trapezoedrisch, die Hinterbreite reduziert. Während die Gratausbildung der Vorderhälfte der Zähne - ähnlich den M^{1-2} - mehr oder weniger symmetrisch verläuft, kommt es in der Hinterhälfte zu unregelmäßigen Gratunterbrechungen oder Verbindungen, die jeweils von Zahn zu Zahn verschieden sind.

Eitensheim:

Unterkiefer: Taf. I, Fig.1-4

Von den insgesamt sieben unteren Molaren entsprechen alle dem Zahnmuster und Gratverlauf der Exemplare von Sandelzhausen. Der Lingualrand und die labialen Gratenden sind kräftig verdickt, der Verlauf der Grate vor allem im Bereich der Zahnmitte ist pendelnd, es sind immer zwei Zusatzgrate vorhanden. Besonders hervorgehoben werden soll die Verbindung von Centrolophid und Metalophid an einem M_2, da sie von ENGESSER (1972, S. 231 - 233) als typische Verbindung der Anwiler Exemplare beschrieben wurde.

Oberkiefer: Taf. I, Fig.5-7

Die drei oberen M^{1-2} besitzen einen kräftig entwickelten Endoloph, einen dritten Hügel durch ein verdicktes Labialende des Centrolophs und zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons. Innerhalb des Trigons sind immer drei Grate vorhanden, nämlich Vorderer Centroloph, Zusatzgrat und Hinterer Centroloph. An keinem Exemplar dieser dreiwurzeligen Molaren

Längen-Breiten-Diagramm der M^{1+2} von Stis apertus n. sp., Bransatoglis concavidens HUGUENEY, Bransatoglis spectabilis (DEHM) und Bransatoglis astaracensis BAUDELOT aus den Fundorten Weißenburg 6 – Coderet – Paulhiac – Wintershof-West – Eltensheim – Schonenberg – Sandelzhausen – Sansan – Arwin

ist einer dieser Grate mit dem Endoloph verbunden.

Bemerkungen:

Die Exemplare dieses Gliriden aus Eitensheim gehören ohne Zweifel zu Bransatoglis astaracensis. Bezüglich ihrer Größe und des Zahnmusters entsprechen sie den Zähnen gleicher Art aus Sandelzhausen.

Schönenberg:

Aus dieser Fundstelle wurden nachträglich noch zwei M^1 gefunden. Sie sind beide kleiner als die Exemplare aus Sandelzhausen, liegen aber im Bereich der größeren Exemplare aus Wintershof-West. Mit zwei Zusatzgraten außerhalb des Trigons, einem weiteren Extragrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph sowie einer labialen Verdickung des Vorderen Centrolophs entspricht er der Diagnose von Bransatoglis astaracensis.

Diskussion:

Bei der Beurteilung der Variationsbreite aller überlieferten Arten, welche der Gattung nahestehen, ist zu berücksichtigen, daß sie in fast allen bisher bekannten Fundstellen (mit Ausnahme von Anwil) sehr spärlich dokumentiert sind und die Identifizierung der Grate wegen ihres unruhigen Verlaufs sowie ihrer Zergliederungen bzw. Verbindungen erschwert wird.

Zum Zahnmustervergleich der vorliegenden Exemplare aus Sandelzhausen, Eitensheim und Schönenberg mit den übrigen bekannten miozänen Formen bieten sich die zeitlich nächstgelegenen Arten spectabilis aus Wintershof-West und astaracensis aus Sansan an. Erstere Art ist kleiner, der M^1 ist vom M^2 durch seine deutlich geringere Vorderbreite kennt-

lich. Das Endoloph ist schwach entwickelt, nur in fünf von zehn Fällen komplett, ja teilweise sind Anteroloph und Posteroloph durch seichte Kerben am Endoloph als ehemals selbständige Grate zu erkennen. Gemeinsam ist der Form aus Sandelzhausen und der Art spectabilis die Anzahl der Zusatzgrate an den unteren Molaren. Auch die Anzahl der Zusatzgrate der oberen Molaren innerhalb und außerhalb des Trigons ist gleich. Die Art astaracensis aus Sansan besitzt jedoch weitaus mehr gemeinsame Merkmale mit den Exemplaren aus Sandelzhausen. So haben beide Formen an den oberen Molaren einen Zusatzgrat innerhalb des Trigons, einen kräftig ausgebildeten Endoloph und einen labial verdickten Centroloph, welcher einen dritten Hügel zwischen Paraconus und Metaconus bildet. Dazu kommt noch die Zahl der Zusatzgrate an den unteren Molaren, eine entsprechende Anzahl von Zusatzgraten innerhalb des Trigons und eine intermediäre Stellung der Zusatzgrate außerhalb des Trigons (Sandelzhausen 1 - 2, Sansan 0 - 2). Aufgrund dieser übereinstimmenden Merkmale wird die Form aus Sandelzhausen zur Art astaracensis gestellt.

Systematische Zuordnung der Arten spectabilis und astaracensis:

Da die Art spectabilis aus Wintershof-West mit der Gattung Glis außer Größe und den kräftigen Graten wenig gemeinsam hat, im Zahnmusterbau und Größe weitaus mehr Gemeinsamkeiten mit Bransatoglis concavidens aus dem Oligozän zeigt, ist es zweckmäßiger und weniger verwirrend, beide Arten in der Gattung Bransatoglis zu vereinen. Bezüglich der Gattung und Art Paraglis astaracensis BAUDELOT schließe ich mich der Meinung DAAMS's 1973 an, der die Art astaracensis wegen der Ähnlichkeit mit der Art fugax zur Gattung Bransatoglis stellt, und nicht - wie durch HUGUENEY 1967 - zu Pseudodryomys.

Phylogenie der Gattung Bransatoglis:

BAUDELOT (1973, S. 314) sah in der oberoligozänen - untermiozänen Form Bransatoglis fugax (HUGUENEY) den direkten Vorläufer der Art astaracensis, ebenso DAAMS (1976, S. 177). Die Ursachen für diese angenommene Entwicklung lagen im wesentlichen in zwei Tatsachen begründet. Die Errichtung der Art astaracensis beruhte zum damaligen Zeitpunkt auf einem einzigen, oberen Molaren ohne Kenntnis der Variation. Bei einer angenommenen direkten Entwicklung der obermiozänen Art astaracensis aus der oligozänen Art concavidens wäre eine enorme Änderung des Zahnmusters vorausgesetzt worden, wie eine Reduktion der Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophides an den unteren Molaren und eine Reduktion der Zusatzgrate außerhalb des Trigons an den oberen Molaren. So war die Annahme der direkten Entwicklung fugax - astaracensis weitaus bequemer, zumal an beiden Arten ein Endoloph vorhanden war und Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophides bei der Art fugax fehlten, so daß eine Änderung des Zahnmusters von einer Art zur anderen nur in der Reduktion der Zusatzgrate an den unteren Molaren notwendig gewesen wäre.
Aufgrund des Zahnmustervergleichs innerhalb der Arten fugax, concavidens, spectabilis und astaracensis wird concavidens als indirekter Vorläufer von astaracensis angesehen, wobei die Reste aus den Fundstellen La Chaux und Wintershof-West als vermittelnde Formen gelten. Die Vermutung, daß die Art spectabilis aus der Art concavidens abzuleiten sei, wurde von DE BONIS (1973, S. 34) erstmals geäußert. Die Belegstücke zu Bransatoglis sp. aus der französischen Fundstelle La-Chaux-de-Sainte-Croix (DE BONIS, 1973) vermitteln zwischen den Arten concavidens aus Paulhiac und spectabilis aus Wintershof-West. So besitzt der abgebildete P^4 von La Chaux im Gegensatz zu den Formen aus Coderet und Paulhiac keine Zusatzgrate außerhalb des Trigons und gleicht somit den zwei aus Wintershof-West überlieferten Praemolaren. Am M_2 von La Chaux ist nur mehr ein Zusatzgrat zwischen Meta-

lophid und Centrolophid vorhanden, also ein Zusatzgrat weniger als in Coderet oder Paulhiac, aber einer mehr als in Wintershof-West. Trotz des Fehlens von oberen Molaren in La Chaux darf innerhalb der Zeitspanne Oligozän - Altburdigal eine Verbindung der Lingualbereiche von Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph zu einem Endoloph angenommen werden, wenn man von den Exemplaren aus Coderet und Paulhiac ausgeht, an denen Anteroloph und Posteroloph noch am Lingualrand isoliert sind. Dies wird durch fünf von zehn der M^{1-2} aus Wintershof-West dokumentiert, an denen Endoloph keineswegs durchgehend angelegt ist, sondern Anteroloph und Posteroloph durch seichte Kerben am Endoloph als ehemals selbständige Grate zu erkennen sind.
Der von DAAMS (1973, Taf. III, 8 - 10) abgebildete Bransatoglis astaracensis aus Bunol zeigt an den unteren Molaren etwa dieselbe Anzahl von Zusatzgraten, wie sie in Wintershof-West üblich ist; der einzige überlieferte M^2 hat aber keine Zusatzgrate außerhalb des Trigons, doch besitzt er einen kräftigen Endoloph und einen isolierten Mittelgrat, dessen Lingualende aber noch nicht so verdickt erscheint, wie es an den späteren Exemplaren von Bransatoglis astaracensis üblich zu sein scheint. Die zeitlich jüngeren Fundorte Eitensheim und Sandelzhausen, an denen die Zahl und die Anordnung der Zusatzgrate gleich der in Wintershof und Bunol ist, weisen einen überaus kräftig entwickelten Endoloph und zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons an den oberen Molaren auf. Zudem bildet der Vordere Centroloph mit seinem verdickten und isolierten Labialende einen dritten Hügel zwischen Paraconus und Metaconus. Diese Erscheinung findet sich schon in Wintershof-West an zwei von zehn Exemplaren, während in Sandelzhausen und Eitensheim alle Zähne so gebaut sind.

Dasselbe Bild zeigt der Holotypus von astaracensis (BAUDELOT, 1970, Fig. 1) aus Sansan. Zwar fehlen diesem Zahn die

Zusatzgrate außerhalb des Trigons, jedoch sind sie an anderen Belegstücken vorhanden.

Vergleicht man das Material von Anwil mit dem von Sansan, so ist eine Reduktion der Zusatzgrate außerhalb des Trigons festzustellen. Eine Neuheit bildet die bevorzugte Verbindung Centrolophid - Metalophid an den unteren Molaren.

Größenentwicklung der Arten concavidens, spectabilis und astaracensis innerhalb der Fundstellenabfolge Coderet - Paulhiac - La Chaux - Wintershof-West - Bunol - Eitensheim - Sandelzhausen - Sansan - Anwil

Eine statistische Beurteilung der Größenentwicklung in zeitlicher Abfolge ist wegen der geringen Belegdichte der einzelnen Fundstellen nicht zu treffen. Die Längen-Breiten-Diagramme (S.7,9) erlauben nur folgende Aussagen: Innerhalb der ersten vier Fundstellen, deren Abfolge ja bereits die Arten concavidens und spectabilis umfaßt, ist die Größe der Zähne etwa konstant. Die Exemplare von Bransatoglis astaracensis aus Bunol sind deutlich kleiner als die der Art spectabilis. An den Fundstellen Schönenberg, Eitensheim und Sandelzhausen ist - bezogen auf die Fundstelle Bunol - eine sprunghafte Größenzunahme an der Art astaracensis zu beobachten, während an den Exemplaren derselben Art in den jüngeren Fundorten Sansan und Anwil wieder die ursprüngliche Größe der Exemplare aus Bunol festzustellen ist. Diese Tatsache ist umso unbequemer, da die Zähne der letzten fünf Fundstellen nach zahnmorphologischer Beurteilung sicher nur einer Art angehören, die Größenabweichung aber weit über das Maß einer normalen Variation hinausreicht.

Eine Deutung dieses Phänomens und eine daraus folgende systematische Konsequenz ist schwierig, da in den jüngeren Fundstellen der Molasse Vertreter der Art astaracensis fehlen, die möglicherweise einen Unterschied in der Zahnmorphologie bzw. über das gleichzeitige Auftreten verschiedener Arten andeuten könnten. Nur aufgrund der unterschiedlichen Größe eine Unterart bzw. eine neue Art zu schaffen, erscheint fragwürdig. Im vorliegenden Fall ist weiter zu bedenken, daß die Größenabweichungen in Fundstellen eines bestimmten Ablagerungsraumes zu finden sind, nämlich der Molasse Süddeutschlands. Möglicherweise waren hier die klimatischen Bedingungen und das Nahrungsangebot gerade für diese Form optimal. Die günstigen Umstände könnten zur Ausbildung einer Form im Range einer zoologischen Unterart geführt haben, die paläontologisch-systematisch nicht faßbar ist.

Zusammenfassung der zahnmorphologischen Veränderungen innerhalb der Arten concavidens, spectabilis und astaracensis

Ausgehend von einer bisher noch unbekannten Form, die eine Mittelstellung zwischen Gliravus und Bransatoglis einnimmt, erfolgt eine direkte Entwicklung der Arten concavidens - spectabilis - astaracensis, welche der zeitlichen Reihenfolge entspricht. Diese morphologische Abfolge ist an den unteren Molaren verbunden mit einer Reduktion der Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophids, an den oberen Molaren mit der Anlage eines durchgehenden Endolophs sowie der Isolierung und Verdickung eines labialen Centrolophs zu einem dritten Hügel zwischen Protoconus und Paraconus.

2.1.2 Gattung Glis BRISSON, 1762

2.1.2.1 Glis apertus n. sp.

(Taf. III, Fig. 7 - 12)

Material: Weißenburg 6 1961 XII siehe Anhang

Maße: siehe Anhang und Diagramm

Holotypus: M^1 li. Weißenburg 1961 XII 664;

Derivatio nominis: apertus = lat. offen, wegen der Öffnung zwischen Protoloph und Metaloph am Lingualrand.

Typlokalität: Weißenburg 6 (MN 1)

Artdiagnose:
Kleine Art der Gattung Glis mit schwach-konkaver Kaufläche. Obere Molaren mit langem Vorderem Centroloph, Protoloph und Metaloph, in der Regel am Lingualrand voneinander getrennt. Zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons vorhanden. Untere Molaren mit je einem Zusatzgrat in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes.

Beschreibung des Holotyps:

M^1 li.: Weißenburg 1961 XII 664 Taf. III, Fig. 11

Der dreiwurzelige, schwach konkave Zahn ist durch die Reduktion seiner abgeschrägten, vorderen Innenecke als M^1 kenntlich. Zu den fünf Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph treten noch zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons. Der vordere, zwischen Anteroloph und Protoloph gelegen, ist kürzer als der hintere zwischen Metaloph und Posteroloph. Die beiden ersten Hauptgrate sind zur Zahnmitte hin gekrümmt, der Vordere Centroloph verläuft von labial nach lingual leicht schräg nach hinten geneigt. Der Metaloph ist in seinem Verlauf

schwach s-förmig geschwungen, während der Posteroloph wieder zur Zahnmitte hin gekrümmt ist. Am vorliegenden Exemplar reicht er weit nach lingual, bis zum Quertal, welches Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes voneinander trennt. Das wohl auffälligste Merkmal ist die Trennung der Grate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph am Lingualrand. Am Labialrand ist der Anteroloph isoliert, Protoloph und Vorderer Centroloph sind miteinander verbunden. Der Metaloph ist vom labialen Ende des Posterolophs abgesetzt.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

An den insgesamt sieben überlieferten M^1 bleiben folgende Merkmale immer bestehen: Von den beiden Zusatzgraten außerhalb des Trigons ist der vordere immer der kürzere und schwächere. Falls ein Hinterer Centroloph vorhanden ist - in vier von sechs Exemplaren - ist dieser kürzer als der Vordere. In einem Fall ist der Hintere Centroloph als kurzer, isolierter Grat ausgebildet, an den restlichen Exemplaren ist er über den Labialrand mit Metaloph und Posteroloph verbunden. An einem der sieben Zähne zeigt sich eine schwache Verbindung von Metaloph und Posteroloph am Lingualrand.

P^4 re.: Weißenburg 1961 XII 663 Taf. II, Fig.10

Der Umriß des vermutlich dreiwurzeligen, schwach konkaven Zahnes ist gerundet-oval, seine Breite größer als seine Länge. An Graten sind vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph sowie ein Zusatzgrat zwischen den beiden letzten Graten. Der Anteroloph ist kurz, etwa die Hälfte der Zahnbreite lang, zur Zahnmitte

hin gekrümmt und vom Protoloph isoliert. Dieser Grat und der Posteroloph weisen ebenfalls eine Krümmung zur Zahnmitte hin auf, der Metaloph dagegen verläuft gerade von lingual nach labial. Anteroloph, Protoloph und Metaloph sind am Lingualrand miteinander verbunden und etwa gleich lang. Der hintere Zusatzgrat und der Vordere Centroloph sind von ihren benachbarten Graten isoliert, beide sind gleich lang, aber kürzer als die Hauptgrate Anteroloph, Protoloph und Metaloph.

M^2 re.: Weißenburg 1961 XII 665 Taf. III, Fig. 12

Durch seine schmälere und stärker abgerundete Labialhälfte ist dieser Molar als M^2 zu identifizieren. Er besitzt wie der M^1 eine Innenwurzel, zwei Außenwurzeln und eine schwach konkave Kaufläche. Zu den sechs Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph treten noch zwei Zusatzgrate ausserhalb des Trigons, jeweils einer zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten. Am vorliegenden Exemplar sind am Lingualrand Protoloph und Vorderer Centroloph miteinander verbunden, am Labialrand Metaloph und Posteroloph, die restlichen Randbereiche der Grate enden isoliert.

An allen sechs überlieferten M^2 sind folgende Merkmale konstant:
Es existieren zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons, deren hinterer immer länger und dem Posteroloph stark angenähert ist. Von den zwei Centrolophen ist ebenfalls der hintere kürzer und schwächer.
An drei von sechs Exemplaren ist das Lingualende von Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden, an den übrigen Zähnen getrennt.

M^3 : nicht überliefert.

Unterkiefer:

P_4 re.: Weißenburg XII 660 Taf. II, Fig. 7

Der einwurzelige Prämolar besitzt eine fast plane Kaufläche, sein Umriß ist länglich-oval, seine Hinterbreite größer als die Vorderbreite. An Hauptgraten sind vorhanden: Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid. Dazu kommt noch ein Zusatzgrat zwischen den beiden letzten Hauptgraten. Das Centrolophid ist außergewöhnlich dünn und kurz. Am Lingualrand sind die drei ersten Hauptgrate sowie die beiden letzten miteinander verbunden, am Labialrand dagegen nur Anterolophid und Metalophid.

Von insgesamt vier überlieferten Praemolaren zeigen alle nur einen Zusatzgrat in der Hinterhälfte des Zahnes und ein über die Hälfte der Zahnbreite nach labial weichendes Centrolophid. An einem weiteren Exemplar ist das Mesolophid in der Zahnmitte durch eine Verbindung von hinterem Zusatzgrat und Centrolophid unterbrochen.

M_1 re.: Weißenburg 1961 XII 661 Taf. III, Fig. 8

Der dreiwurzelige Molar mit schwach konkaver Kaufläche zeigt einen trapezoedrisch-gerundeten Umriß, seine Hinterbreite ist größer als seine Vorderbreite. Zu den fünf Hauptgraten, wie sie auch am P_4 zu finden sind, treten noch zwei isolierte Zusatzgrate zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten. Am Labialrand sind mit Ausnahme des Centrolophids alle vier Hauptgrate voneinander getrennt. Am Lingualrand sind Metalophid und Centrolophid vom Anterolophid isoliert, ebenso das Mesolophid vom Posterolophid. Die Stärke der Zusatzgrate entspricht fast der der Hauptgrate. An einem Exemplar sind Anterolophid und Metalophid sowie Mesolophid und Posterolophid am

Lingualrand miteinander verbunden, außerdem existiert ein dritter Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid. Ein weiteres Exemplar besitzt zusätzlich zu den beiden bereits bekannten Extragraten je einen weiteren zu beiden Seiten des Centrolophids.

M_2 re.: Weißenburg 1961 XII 662 Taf. III, Fig. 9

Der zweite untere Molar unterscheidet sich von seinem Vorgänger durch seine größere Vorderbreite. Die Zahl der Grate und Zusatzgrate ist entsprechend. Unterschiede finden sich im Bereich der Labialverbindungen der Hauptgrate. Am vorliegenden Exemplar existiert eine Labialverbindung zwischen Anterolophid und dem vorderen Zusatzgrat sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid, dagegen sind Metalophid und Centrolophid isoliert. Von insgesamt fünf Zähnen ist in drei Fällen das Metalophid am Lingualrand isoliert, dreimal das Centrolophid und zweimal das Mesolophid. Im übrigen sind alle lingualen Endpunkte von Hauptgraten, trotz der möglichen Verbindungen, in frischem Zustand verdickt.
An einem einzigen Exemplar sind insgesamt vier Zusatzgrate vorhanden, je einer in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes sowie je einer zu beiden Seiten des Centrolophids gelegen.

M_3 li.:

Die Hinterhälfte des dreiwurzeligen Molaren ist in der Breite gegenüber den M_{1-2} stark reduziert. Es sind fünf Hauptgrate und zwei Zusatzgrate vorhanden. Die starke Usur erlaubt nur die Aussage, daß das Mesolophid vom Posterolophid isoliert ist.

Diskussion:

Die vorliegenden Reste des Gliriden aus der Biozone 1 (MN 1, MEIN, 1975) von Weißenburg 6 stellen insofern eine nicht geringe Überraschung dar, da das Zahnmuster im Vergleich zu allen fossilen Glis-ähnlichen Formen der rezenten Gattung Glis glis(L.) am ähnlichsten ist. Die schwach konkave Kaufläche, die Zahl und Anordnung der Grate an den oberen und unteren Molaren, insbesondere aber die Trennung von Protoloph und Metaloph am Lingualrand sind die wesentlichen gemeinsamen Merkmale mit der rezenten Art. Doch lassen sich bei exakter Beurteilung aller Reste ebenso Merkmale mit fossilen Glis-ähnlichen Formen finden.

Zum Vergleich des Zahnmusters mit der Form aus Weißenburg 6 werden folgende zeitnahe Arten herangezogen: Glis major DE BRUIJN & RÖMKE, Glis truyolsi DAAMS, Bransatoglis concavidens HUGUENEY und Bransatoglis fugax (HUGUENEY). Die aus dem Miozän von Oschiri (Sardinien) bekannte Art major ist leider nur mit einem P_4 und einem M_1 überliefert. Sie gleicht in der Anzahl der Grate an beiden Zähnen den Resten aus Weißenburg 6, doch ist an keinem der vier unteren Prämolaren dieser Fundstelle eine Verbindung von vorderem Zusatzgrat und Anterolophid zu beobachten. Da obere Molaren aus Oschiri noch fehlen, bleibt eine Beurteilung dieses spärlichen Materials noch weitgehend offen.

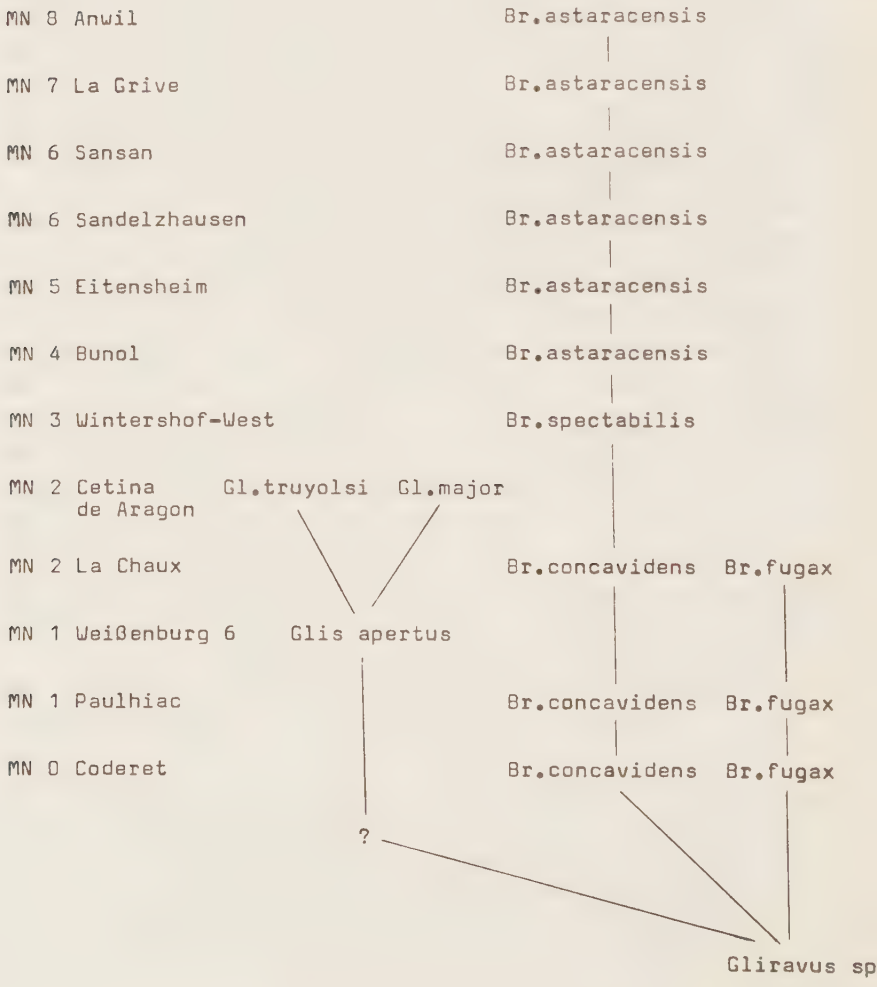
Für einen Vergleich etwas besser geeignet ist die Art truyolsi aus Cetina de Aragon. Sowohl wegen ihrer Größe, der Zahl und Anordnung der Grate am M_1 als auch der Zusatzgrate außerhalb des Trigons, der lingualen Isolierung von Anteroloph und Posteroloph sowie der Länge des Vorderen Centrolophs am M^2 steht diese Form den Exemplaren aus Weißenburg nahe. Doch die gravierendsten Unterschiede, die

Verbindung von Vorderem Centroloph und Protoloph sowie der vorgeschobene Lingualteil des Metalophs sind nicht zu leugnen. (Beim Vergleich der Zahnmuster aber sollte zu bedenken sein, daß gerade bei Glis-ähnlichen Formen der Gratverlauf sehr unregelmäßig sein kann und an einzelnen Zähnen Gratverbindungen auftreten, die man bei anderen Formen als aberrant bezeichnen würde.) So kann nur zusätzliches Material klären, ob die auf einem Zahn beruhende Artdiagnose von truyolsi zu Recht besteht.
Bei genauer Betrachtung fallen jedoch an den Molaren aus Weißenburg 6 auch einige Merkmale auf, die nach meiner Meinung auf eine mögliche nähere Beziehung mit Bransatoglis concavidens schließen lassen. Sieht man einmal von der unterschiedlich konkaven Kaufläche ab und beschränkt sich auf das Zahnmuster, so zeigen zwei von zehn unteren Molaren dieselbe Anzahl und Konfiguration von Graten und Zusatzgraten wie die M_2 der Art concavidens aus La Chaux (DE BONIS, 1973, Fig. 6, Abb. 8), nämlich drei Zusatzgrate und die Verbindung des Centrolophides mit den beiden vordersten Hauptgraten am Labialrand. Der obere Praemolar aus La Chaux (Fig. 6, Abb. 4) besitzt dieselbe Anzahl von Graten wie der aus Weißenburg. Neben der gleichen Anzahl der Zusatzgrate außerhalb des Trigons an beiden Fundorten findet sich in Weißenburg an zwei von dreizehn oberen Molaren eine Lingualverbindung von Protoloph und Metaloph, wie sie in La Chaux üblich zu sein scheint,und an drei von dreizehn ist neben den Zusatzgraten außerhalb des Trigons noch ein weiterer zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph vorhanden.

Die oberen und unteren Molaren von Bransatoglis fugax entsprechen zwar in ihrer Größe und Anzahl denen aus Weißenburg 6, aber die Grate sind zu unregelmäßig und zu dünn. Zudem sind die Zusatzgrate von fugax deutlich schwächer als die Hauptgrate und an allen Fundorten ist an den oberen Molaren immer ein Endoloph vorhanden.

Von allen diskutierten Formen entsprechen also Bransatoglis concavidens und Glis truyolsi noch am besten den Merkmalen des Gliriden aus Weißenburg 6. Der Gattungsname Glis wurde deswegen gewählt, weil die ruhige Gratführung und die schwach konkave Kaufläche eher den Arten der Gattung Glis entspricht, dagegen Bransatoglis concavidens oder Bransatoglis astaracensis in sich pendelnde Grate und eine deutlich konkave Kaufläche aufweist. Mit der Trennung von Protoloph und Metaloph am Lingualrand der oberen Molaren wird die neue Art apertus begründet. Nach dem Zahnmustervergleich innerhalb der diskutierten Formen darf angenommen werden, daß im Oberoligozän neben den bereits bekannten Arten fugax und concavidens noch eine dritte, unbekannte Form bestanden haben muß, aus der die neue Art apertus hervorgegangen ist. (Siehe S. 24)

Stammbaum der Glis-ähnlichen Formen (Oberoligozän - Mittelmiozän)



2.1.3 Gattung Myoglis BAUDELOT, 1966

Typusart: Pentaglis meini DE BRUIJN

Typlokalität: Manchones

2.1.3.1 Myoglis antecedens n. sp.

(Taf. IV, Fig. 1 - 7)

1964 Gliridae n. g. et sp. CTYROKY & FEYFAR & HOLY, S. 146, Abb. 11 e

1974 Myoglis sp. DE BRUIJN & MOLTZER, S. 132 - 133

Material: Erkertshofen 1962 XIX (MN 4) siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^1 re, Erkertshofen 1962 XIX 3312

Derivatio nominis: lat. antecedere = vorausgehen, da diese Art als Vorläufer der Art Myoglis meini zu betrachten ist.

Typlokalität: Erkertshofen

Artdiagnose:
Kleine Art der Gattung Myoglis. An allen unteren Molaren Lingualrand immer gerundet, jeweils nur ein Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid, ebenso wie zwischen Mesolophid und Posterolophid. Protolophid des M_1 gestreckt und schräg nach vorne geneigt, Krümmungsscheitel des Protolophids am M_2 in der Mitte der Zahnbreite.
Labialer Teil des Protolophs von M^{1-2} mit s-förmiger Krümmung. Protoloph und Metaloph von M^{1-2} stehen am Labialrand

senkrecht zur Längsachse des Zahnes. Zusatzgrat nur zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph mit derselben Länge und Stärke wie Hinterer Centroloph.

Beschreibung des Holotypus:

M^1 : Erkertshofen 1962 XIX 3312 Taf. IV, Fig. 2

Der Umriß des ersten oberen Molaren ist gerundet-quadratisch, der Bereich der vorderen abgeschrägten Innenecke kennzeichnet diesen Zahn als M^1. Er besitzt drei Wurzeln; die Innenwurzel ist nierenförmig-oval und leicht nach labial eingebuchtet, die beiden Außenwurzeln sind rund und schwach nach labial gespreizt. Das Zahnmuster setzt sich aus sechs Hauptgraten zusammen. Es sind dies Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Dazu tritt noch ein isolierter Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Alle Grate mit Ausnahme des extrem kurzen Hinteren Centrolophs sind in sich schwach s-förmig geschwungen. Die drei ersten Hauptgrate sind zudem schräg nach hinten gerichtet. Metaloph und Posteroloph stehen mehr oder weniger senkrecht zur Zahnlängsachse. Der Hintere Centroloph steht nach schräg vorne gerichtet. Am labialen Kronenrand sind Anteroloph, Protcloph und vorderer Zusatzgrat miteinander verbunden, ebenso wie Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Der Vordere Centroloph beginnt isoliert in der Mitte der Zahnaußenseite, nimmt in seinem Verlauf gegen die Zahnitte kräftig zu und dünnt im lingualen Drittel der Zahnbreite aus, ohne die umgebenden Grate Protoloph und Metaloph zu berühren.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

P^4 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3311 Taf. IV, Fig. 1

Der Umriß des oberen Praemolaren ist rechteckig, der Zahn ist breiter als lang. Die Zahl der Wurzeln, ihre Ausbildung und Anordnung entspricht denen des M^1. Das Zahnmuster wird durch die vier Hauptgrate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph bestimmt. Dazu kommt noch ein Zusatzgrat zwischen Protoloph und Metaloph, der zur Zahnmitte hin ausdünnt. Alle Grate sind am labialen Kronenrand verdickt und voneinander isoliert. Am lingualen Kronenrand steht nur der Anteroloph frei, die drei restlichen Hauptgrate sind am Protoconus miteinander verbunden.

M^2 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3313 Taf. IV, Fig. 3

Der im Umriß gerundet-rechteckige Molar ist immer breiter als lang. Er besitzt drei Wurzeln. Der Querschnitt der Innenwurzel ist nierenförmig gerundet und nach labial eingebuchtet, der der beiden Außenwurzeln kreisgrund. Das Zahnmuster setzt sich aus den sechs Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph zusammen. Alle Grate stehen im Bereich des unteren Zahndrittels steiler als an den Exemplaren von Myoglis larteti. Zu den Hauptgraten kommt noch ein Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Mit Ausnahme von Metaloph und Posteroloph, die sich am Labialrand des Zahnes noch berühren, sind dort alle Grate durch tiefe Täler voneinander getrennt. Ob am Lingualrand eine Verbindung von Protoloph, Metaloph und Posteroloph bestand, ist wegen Beschädigung des Zahnes nicht mehr fest-

zustellen. Der Anteroloph beginnt an der vorderen Außenecke des Zahnes. Er läuft bis zum ersten Drittel der Zahnbreite noch senkrecht zur Zahnlängsachse und schwenkt erst danach in seine Schräglage ein. Seine endgültige Biegung nach rückwärts erfolgt erst nahe des Lingualrandes. Deshalb erscheint der Umriß der vorderen Innenecke ausgesprochen rechteckig, im Gegensatz zu Myoglis larteti, an der er deutlich gerundet erscheint. Der zunächst schräg zur Zahnlängsachse nach hinten gerichtete Protoloph beschreibt zu Beginn der unteren Zahnhälfte eine s-förmige Krümmung und erreicht den Lingualrand der Zahnkrone genau in der Hälfte der Zahnbreite. Der Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph reicht vom labialen Kronenrand bis zur Zahnmitte. Er ist ebenso kräftig wie jeder der sechs Hauptgrate und dünnt erst zur Zahnmitte hin aus. Der Vordere Centroloph läuft vom Labialrand Richtung lingual senkrecht zur Zahnlängsachse und beschreibt im zweiten Drittel der Zahnbreite eine schwach s-förmige Krümmung. Er endet frei im lingualen Drittel der Zahnbreite. Der gerade von labial nach lingual verlaufende Hintere Centroloph ist ebenso lang wie der vordere Zusatzgrat. Der in seiner Gesamtlänge schwach nach vorne gebogene Metaloph markiert die hintere Innen- und Außenecke des Molaren. Der Posteroloph beginnt etwas unterhalb des Metalophes, markiert zunächst noch die sanfte Kurve der hinteren Außenecke nach innen und läuft in gerader Richtung nach lingual. Da die hintere Innenecke des Zahnes leicht beschädigt ist, kann über die Länge des Posterolophs und mögliche Verbindung mit dem Metaloph nicht entschieden werden.

M^3 : Erkertshofen 1962 XIX 3314 Taf. IV., Fig. 4

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist gerundet-trapezoedrisch. Lingual- und Labialseite laufen schräg nach hinten

zu; dadurch ist die Zahnhinterbreite um ein Drittel kürzer als die Vorderbreite. Zahl und Ausbildung der Wurzeln entspricht denen des M^2, nur ist am M^3 die hintere Außenwurzel stärker nach labial geneigt. Die Kaufläche des Zahnes ist plan. Die schon vom M^2 her bekannten Hauptgrate und ein Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderen Centroloph bestimmen das Zahnmuster. Bis auf den Hinteren Centroloph und den Metaloph sind alle Grate am labialen Kronenrand voneinander isoliert. Am Lingualrand endet nur der Anteroloph frei. Den hinteren Außenrand des Zahnes bildet die Verlängerung des Protolophs, in den alle übrigen Grate bis auf den Centroloph einmünden. Der Anteroloph beginnt an der hinteren Außenecke des Zahnes nahe dem labialen Kronenrand. Er biegt in sanftem Bogen nach vorne und läuft in gerader Richtung nach lingual. Dort begleitet er den hinteren Kronenrand und endet frei in der Mitte der Zahnbreite. Der Protoloph verläuft am Labialrand der Zahnkrone noch gerade, dann parallel dem bogenförmigen Anteroloph bis zum Lingualrand. Er erstreckt sich bis zur hinteren Innenecke des Zahnes und verschmilzt dort mit dem Posteroloph. Der Vordere Centroloph verläuft parallel dem Protoloph bis zur Zahnmitte, biegt nach rückwärts und mündet in den Hinteren Centroloph. Dieser Grat beschreibt vom labialen Kronenrand eine bogenförmige Krümmung (parallel dem Vorderrand des Zahnes) und mündet im lingualen Drittel der Zahnbreite in den Metaloph. Ein schwach ausgebildeter Zusatzgrat ist auf das labiale Drittel der Zahnbreite beschränkt.
Der Metaloph beginnt noch labial vor der Biegung der hinteren Außenecke und läuft in sanftem Bogen zur Einmündung des Vorderen Centrolophs. Von da biegt er scharf nach lingual rückwärts und vereinigt sich am Zahninnenrand mit dem Protoloph. Der schwach nach hinten gebogene Posteroloph bildet den Hinterrand des Zahnes. Er ist zwar mit dem Protoloph verbunden, aber die Übergangsstelle wird durch eine unvermittelte Biegung im Gratverlauf markiert.

Unterkiefer:

P_4 : nicht überliefert

M_1 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3317 Taf. IV, Fig. 5

Der dreiwurzelige Zahn besitzt einen trapezförmigen Umriß und verschmälert sich von hinten nach vorne, dabei bleibt der Labialrand nahezu geradlinig, während der Lingualrand nach vorne abgeschrägt ist. Der Molar ist länger als breit, die Hinterbreite größer als die Vorderbreite. Anterolophid, Metalophid und Mesolophid sowie Posterolophid und drei Zusatzgrate, jeweils zwischen den Hauptgraten gelegen, bestimmen das Zahnmuster. Das geradlinig von lingual nach labial verlaufende Anterolophid bildet die Begrenzung des vorderen Kronenrandes. Danach folgt der erste Zusatzgrat. Er ist schräg nach vorne gerichtet und entspricht in seiner Stärke dem eines Hauptgrates. Am Lingualrand ebenso isoliert wie das Anterolophid, dünnt er nach labial etwas aus und endet genau in der Mitte der Zahnbreite. Das Metalophid beginnt ebenfalls isoliert am Lingualrand, läuft ein kurzes Stück geradlinig nach labial, biegt dann schräg nach vorne und kehrt im labialen Zahndrittel wieder in die alte Richtung zurück, um endlich an der vorderen Innenecke des Zahnes mit dem Anterolophid zu verschmelzen. Exakt im Bereich der stärksten Schräglage des Metalophides, zwischen Metalophid und Mesolophid in der Mitte des Zahnes liegt der zweite Zusatzgrat, der von lingual nach labial an Stärke zunimmt. Die Hinterhälfte des Zahnes setzt sich aus den Graten Mesolophid und Posterolophid und dem Zusatzgrat zwischen beiden zusammen. Sie sind zwar am Lingualrand miteinander verbunden, aber ihr Beginn ist durch kleine Hügelchen markiert. Der letzte Zusatzgrat ist schwächer als die beiden vorderen, dünnt aber nach labial aus. Meso-

lophid und Posterolophid laufen in sanftem Bogen nach labial und biegen erst im Zahndrittel nach vorne.

M_2 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3316 Taf. IV, Fig. 6

Der Umriß des Zahnes ist gerundet-rechteckig. Der Lingualrand ist in Form eines zweifachen Bogens gehalten, dessen erster Teil die Vorderhälfte, der zweite Teil die Hinterhälfte des Zahnes einschließt. Der labiale Kronenrand ist leicht nach hinten abgeschrägt. Zahl und Struktur der Wurzeln sind unbekannt, da nur die Zahnkrone erhalten ist. Wie am M_1 liegt zwischen den vier Hauptgraten je ein Zusatzgrat. Alle Hauptgrate sind am Labialrand voneinander isoliert und durch kleine Erhebungen gekennzeichnet.

Das Anterolophid nimmt denselben Verlauf wie am M_1 . Es ist der einzige Grat, der nicht nach vorne geneigt ist. Der erste Zusatzgrat ist am Lingualrand von Anterolophid und Metalophid isoliert. Er biegt noch im Bereich des inneren Zahndrittels stark nach vorne, dünnt dabei aus und mündet ins Anterolophid. Das bereits am Lingualrand schrägstehende Metalophid biegt schon im Bereich des inneren Zahndrittels nach vorne und schwenkt in der Hälfte der Zahnbreite in die Senkrechte zum Labialrand ein, um sich dort mit dem Anterolophid zu verbinden. Zwischen Metalophid und Mesolophid liegt ein weiterer Zusatzgrat. Er ist beträchtlich dünner als die Hauptgrate und endet sowohl lingual als auch labial ein kurzes Stück vor dem Kronenrand. In der Hinterhälfte des Zahnes zeigt das schrägstehende Mesolophid im Gegensatz zum M_1 keine Krümmung am labialen Kronenrand. Der zweite Zusatzgrat ist wie die Hauptgrate am Lingualrand durch ein Hügelchen markiert, dünnt zur Zahnmitte hin schnell aus und reicht ebenso weit nach labial wie der mittlere Zusatzgrat. Der kürzeste aller Hauptgrate ist das

Posterolophid. Es beginnt ein kurzes Stück nach dem hinteren Zusatzgrat an der hinteren Innenecke des Zahnes und läuft ebenfalls nach vorne geneigt und ohne besondere Endkrümmung parallel dem Mesolophid.

M_3 re.: Erkertshofen XIX 3315 Taf. IV, Fig. 5

Der Grundriß des dreiwurzeligen Molaren ist trapezförmig gerundet. Da der Hinterrand des Zahnes stark nach vorne geneigt ist, erscheint der Lingualrand des Zahnes länger als der Labialrand. Es sind vier voneinander am Labialrand getrennte Hauptgrate vorhanden sowie zwei Zusatzgrate. Anterolophid, Metalophid und Mesolophid zeigen im Bereich der Hälfte der Zahnbreite eine s-förmige Krümmung, die beiden letzteren Grate sehr viel deutlicher als der erste. Das Posterolophid zeigt als einziger Hauptgrat nur eine einfache Krümmung, deren Gipfel in der lingualen Zahnhälfte liegt, während der labiale Teil des Grates schräg nach vorne gerichtet ist. Der ebenfalls in dieser Richtung verlaufende Zusatzgrat liegt zwischen Protolophid und Metalophid. Er ist am lingualen Kronenrand mit dem Protolophid verbunden, aber vom Metalophid isoliert. Am Lingualrand schiefstehend, biegt er in sanfter Krümmung zum Vorderrand des Zahnes und berührt dort noch das Anterolophid.

Diskussion:

Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas (CICHA & FAHLBUSCH & FEJFAR, 1972) bietet eine vorläufige Bestandsaufnahme unter- bis mittelmiozäner Vertreter der Gattung Myoglis. Von den in Tab. 2, S. 137 erwähnten Fundstellen zwischen Erkertshofen und Vieux-Collonges hat nur die Folge Dolnice 1 - 3 einer

Überprüfung standgehalten. Die Vertreter der Gattung Myoglis in Forsthart, Rembach und La Romieu verdanken ihre Entstehung einem Zeichenfehler bei Anfertigung dieser Tabelle. (Schriftl. Mitt. durch Herrn FEJFAR).
Da mir die Exemplare aus Dolnice nicht vorgelegen haben, wird die Form aus Erkertshofen mit der von Vieux-Collonges und dem Gliriden aus der Bohrung KR 72 (CTYROKY, FEJFAR & HOLY, 1964) verglichen.
Letztere ist die einzige Fundstelle des Untermiozäns, die einen Vertreter der Gattung Myoglis lieferte. Sowohl CTYROKY, FEJFAR & HOLY, 1964, sowie DE BRUIJN, 1966, wiesen bereits auf die Ähnlichkeit mit dem von MEIN 1958 beschriebenen "Muscardinus grosse forme" hin. Bei dem Zahn aus der Bohrung KR 72, der ursprünglich als Gliridae n. g. et sp. beschrieben wurde, handelt es sich mit Sicherheit um einen M^2, da die Gesamtbreite die Länge des Zahnes wesentlich übertrifft und die Vorderbreite größer als die Hinterbreite ist. Mit den Maßen 1,52/1,82 ist er größer als die entsprechenden M^2 aus Erkertshofen. Beim Vergleich des Zahnmusters erweist sich die neue Art antecedens aus Erkertshofen mit einem Hinteren Centroloph und einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph etwas komplizierter gebaut als die böhmische Form, welche nur den Vorderen Centroloph als Grat innerhalb des Trigons aufweist. Dieser Unterschied in Gratzahl und Anordnung kann aber nach meiner Meinung immer noch mit innerartlicher Variation erklärt werden.

Im Zahnmustervergleich zwischen der Form aus Erkertshofen und der aus Vieux-Collonges sind die Unterschiede auf den ersten Blick weniger gravierend. Die Zahl der Grate und Zusatzgrate am M_1 ist an beiden Fundstellen gleich, doch sind am Erkertshofener Zahn Mesolophid, Posterolophid und

der zwischen beiden eingeschlossene Grat am Lingualrand miteinander verbunden. Außerdem stehen Mesolophid und Posterolophid im Lingualbereich des Zahnes noch senkrecht zur Zahnlängsachse und biegen erst am Labialrand nach vorne um. Am entsprechenden Zahn aus Vieux-Collonges stehen beide Grate schräg zur Längsachse des Zahnes, es fehlt die Labialrandbiegung, und das Lingualende des Mesolophides endet von den beiden Graten isoliert. Der Umriß des ersten oberen Molaren gleicht wegen der stark abgerundeten, vorderen Innenecke eher dem eines Eomuscardinus. Dazu kommt noch die s-förmige Krümmung von Anteroloph und Protoloph. Dieselbe Krümmung weist der Metaloph auf; ein Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph fehlt. Der Umriß des Zahnes von Vieux-Collonges ist rechteckig gerundet, die beiden ersten Grate sind einfach nach rückwärts gebogen. Der Metaloph besitzt bereits eine starke linguale Biegung; außerdem existiert ein Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph. Das Fehlen des Zusatzgrates zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, der am M^1 in Erkertshofen bereits vorhanden ist, bleibt im Bereich individueller Variation. Am M^2 beider Fundstellen findet sich dieselbe Anzahl von Graten innerhalb des Trigons: Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, Vorderer Centroloph und Hinterer Centroloph. Doch sind am Erkertshofener Zahn alle Grate gleich stark und beginnen am Lingualrand. Die Verbindung von Anteroloph und Protoloph am M^2 von Vieux-Collonges ist an jüngeren Fundpunkten nicht mehr zu finden.

Der aus Rubielos de Mora überlieferte P_4 mit den Maßen 1,35/1,40 paßt in der Relation seiner Größe und Gratanordnung gut zu den M_1 aus Erkertshofen. Die Verbindung zwischen Mesolophid und Posterolophid sowie zwischen Anterolophid und Metalophid - wie bereits DE BRUIJN & MOLTZER (1974, S. 133) feststellten -, aber auch der ausgesprochen

dreieckige Umriß des Zahnes erscheint mir wesentlich primitiver als der gelängte und abgerundete Umriß der entsprechenden P_4 von Myoglis meini aus Anwil.

2.1.3.2 Myoglis meini (DE BRUIJN, 1965)

(Taf. III, Fig. 1 - 6)

1958 "Muscardinus" grosse forme MEIN, S. 76, Fig. 136 - 138

1966 Myoglis larteti BAUDELOT, S. 760 - 761, Fig. 1, A - G

1966 Pentaglis meini DE BRUIJN, S. 117 - 119, Taf. VI, Fig. 10 - 14

1966 Pentaglis sp. HARTENBERGER, S. 600, Fig. 3

1972 Myoglis meini (DE BRUIJN, BAUDELOT, S. 308 - 312, Pl. XI, Fig. 6 - 8

1972 Myoglis larteti BAUDELOT; ENGESSER, S 236, 238, Abb. 88

Material: Kleineisenbach 1972 XVI

Hammerschmiede 1973 XIX siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^1 li., Manchones 1171, DE BRUIJN, 1965, Taf. II, Fig. 6

Artdiagnose: Siehe BAUDELOT, 1966, S. 308; DE BRUIJN, 1966, S. 17; ENGESSER, 1972, S. 236

Kurzbeschreibung der Exemplare aus Kleineisenbach und Hammerschmiede:

Kleineisenbach:

P_4 : nicht überliefert

M_1 : An allen drei überlieferten Molaren findet sich dieselbe Zahl der Grate und Zusatzgrate wie in Anwil. Das Metalophid jedoch ist sehr viel stärker gegen die Zahnlängsachse geneigt. Der erste Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid zeigt die Tendenz, mit dem Anterolophid zu verschmelzen (Taf. III, Fig. 1).

M_2 : Von den drei Zusatzgraten zwischen den beiden ersten Hauptgraten ist der vorderste extrem kurz und am Lingualrand mit dem Anterolophid verbunden. Der Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid ist kürzer als in Anwil und auf die Zahnmitte beschränkt. (Taf. III, Fig. 2)

M_3 : Der größere der beiden Zähne Nr. zeigt deutlich zwei Zusatzgrate zwischen den beiden vorderen Hauptgraten, der kleinere nur zwei (Taf. III, Fig. 3). Alle Molaren des Unterkiefers besitzen drei Zahnwurzeln.

P^4 : Der Grat zwischen Protoloph und Metaloph ist durchgehend und labial-randständig (Taf. III, Fig. 4).

M^1 : Seine vordere Innenecke ist stark abgeschrägt, ähnlich der Gattung Eomuscardinus, der Vordere Centroloph überschreitet nicht die Zahnmitte. Protoloph und Metaloph sind an ihrem Labialende stark nach rückwärts geboten. Sonst findet sich dieselbe Zahl und Anordnung der Haupt- und Zusatzgrate (Taf.III, Fig.5).

M^2 : Der Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph ist auf die Zahnmitte beschränkt wie am M^1 . Metaloph und Protolop sind ebenso s-förmig geschwungen wie am M^1 . Ein kurzer, von den Hauptgraten isolierter Zusatzgrat findet sich zwischen Metaloph und Posteroloph nahe dem Lingualrand des Zahnes.

M^3 : nicht überliefert.

Der Praemolar und alle drei oberen Molaren sind dreiwurzelig.

Hammerschmiede:

Der auf Taf. III, Fig. 6 abgebildete M_3 - als bisher einziges Belegstück dieser Fundstelle - entspricht in der Anzahl seiner Grate dem Exemplar aus Kleineisenbach, doch reichen die Zusatzgrate hinter dem Metalophid und Mesolophid deutlich weiter nach lingual und labial.

Diskussion:

Um die Zusammenhänge und Unterschiede der Exemplare von Myoglis meini (DE BRUIJN) aus Anwil, Kleineisenbach und Manchones zu erfassen, ist es nötig, kurz eine Übersicht für die Form aus Sansan zu geben. In seiner Beschreibungsergänzung von Myoglis larteti = meini aus Anwil erwähnt ENGESSER 1972, S. 238:
"Zwischen Myoglis larteti von Sansan und der Form aus Anwil lassen sich kaum Unterschiede finden, weder in der Größe noch in morphologischen Einzelheiten."
Aber gerade die unteren Molaren aus Anwil haben jeweils 1 - 2 Zusatzgrate mehr als der von BAUDELOT 1965 beschriebene Myoglis larteti. Am M^1 der Form aus Sansan finden sich nur Vorderer und Hinterer Centroloph als Grate inner-

halb des Trigons, der M^2 besitzt noch einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Aber an allen neun oberen Molaren aus Sansan findet sich kein Zusatzgrat außerhalb des Trigons. Es fehlt also im Durchschnitt zu den Zähnen aus Anwil wiederum ein Grat. Dieser Unterschied in der Gratzahl im Vergleich zur Form aus Sansan ist als Komplizierung anzusehen, die ein bestimmtes Entwicklungsniveau kennzeichnet. Für einen Vergleich von Myoglis meini (DE BRUIJN) aus den Fundstellen Anwil, Kleineisenbach und Manchones bleiben nur mehr wenige Kriterien, da die Zahl der Zusatzgrate innerhalb dieser Fundstellen an den unteren Molaren ziemlich konstant bleibt. Da jedoch auch die Anlage eines Grates, der zuerst nur am M^1 und später am M^2 auftritt, eine weitere Komplizierung darstellt, darf man aufgrund des erstmaligen Auftretens dieses Grates an den beiden oberen Molaren der Kleineisenbacher Form diese als evoluierter ansehen. Als weiteres fortschrittliches Merkmal wird noch die s-förmige Ausbildung von Protoloph und Metaloph angesehen.

Merkmalsänderungen der Arten antecedens und meini in der zeitlichen Fundstellenabfolge KR 72 - Vieux-Collonges - Erkertshofen - Anwil - Kleineisenbach - Hammerschmiede - Manchones - Can Llobateres

Wenn auch die folgenden Aussagen wegen der teilweise zu geringen Belegdichte nicht statistisch abgesichert werden können, so zeichnete sich doch bei dieser Gattung folgende Zahnmusterentwicklung ab:
Ausgehend von dem kleinen, einfach gebauten Myoglis antecedens zu Myoglis meini fand eine Gebißkomplizierung statt. An den unteren Molaren geschah dies mit der Anlage von Zusatzgraten zwischen Anterolophid und Metalophid, an den oberen Molaren durch die Anlage eines Grates zwischen

Protoloph und Vorderem Centroloph sowie eines Zusatzgrates zwischen Metaloph und Posteroloph. Diese Komplizierung erfolgte in der Zeitspanne Untermiozän - Unterpliozän und ging im Vergleich zur Zahnmusterkomplizierung (Anlage von Zusatzgraten) anderer Gliriden relativ langsam vor sich. Interessant an der Größenverteilung aller erwähnten Fundstellen ist die Tatsache, daß die Fundstelle Vieux-Collonges zwar weniger, dafür aber die größten oberen und unteren Molaren aufweist, daß aber beispielsweise die unteren Molaren von Erkertshofen (M. antecedens) und Anwil (M. meini) gleich groß sind. Innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen und Arten ist keine Größentendenz festzustellen, da die Maße nahe beieinander liegen bzw. statistisch nicht signifikant sind.
Eine Ausnahme bildet die Fundstelle Can Llobateres, an der sich der bisher größte untere Molar fand.

Ausbreitung der Gattung Myoglis und mögliche Vorläufer:

Nach CTYROKY, FEJFAR & HOLY, 1964, umfassen die aus den Bohrungen des nordböhmischen Braunkohlebeckens überlieferten Säugetierreste, zu denen auch die Myoglisform aus der Bohrung KR 72 gehört, die Zeitspanne jüngstes Aquitan bis Oberes Burdigal. Dies entspricht dem Alter der süddeutschen Spaltenfüllungen von Haslach, Bissingen, Wintershof-West und möglicherweise Schnaitheim. In allen diesen Fundstellen fehlen jedoch Vertreter der Gattung Myoglis. Da auch aus oligozänen und untermiozänen Fundstellen Frankreichs und Spaniens ebenfalls keine Vertreter dieser Gattung aufgefunden wurden, kann eine Ausbreitung dieser Form von Osten nach Westen angenommen werden.

Der einfach gebaute Zahn aus der Bohrung KR 72 gibt einige Anhaltspunkte für die Morphologie eines Vorläufers der Art

antecedens. Mit einer schwach konkaven bis planen Kaufläche der Molaren, höchstens vier Hauptgraten und einer Schrägstellung der Grate an den unteren Molaren stünde eine solche Form bis auf die Gratverbindungen der unteren Molaren und die überzähligen Grate des M^{1-2} dem aus Eggingen bei Ulm (MN 2) bekannten Heteromyoxus wetzleri (SCHLOSSER) sehr nahe. Ziemlich wahrscheinlich dürfte es eine einfache Grundform dieses Bautyps gewesen sein, aus der sich Heteromyoxus und ein erster Vertreter von Myoglis entwickelt haben könnten.

2.1.4 Gattung Eomuscardinus HARTENBERGER, 1966

Typusart: Muscardinus sansaniensis LARTET, 1851
Typlokalität: Sansan

2.1.4.1 Eomuscardinus sansaniensis (LARTET, 1851)

(Taf. V, Fig. 1 - 3)

1851 Myoxus sansaniensis LARTET, S. 20

1853 Myoxus sansaniensis LARTET-POMEL, S. 24

1891 Myoxus sansaniensis LARTET-FILHOL, S. 39, Taf. I, Fig. 9 - 10

1899 Muscardinus sansaniensis (LARTET)- FORSYTH MAJOR, S. 492

1904 Muscardinus sansaniensis (LARTET)- TROUESSART, S. 350

1950 Glirulus sansaniensis (LARTET)- DEHM, S. 391

1951 Muscardinus sansaniensis (LARTET)- STEHLIN & SCHAUB, S. 143, Fig. 206, S. 303, Fig. 522

1953 Muscardinus sansaniensis (LARTET) - SCHAUB & ZAPFE, S. 265, Taf. I, Fig. 12

1958 Muscardinus aff. sansaniensis (LARTET) - MEIN, S. 75, Fig. 128 - 138

1965 Muscardinus sansaniensis (LARTET) - BAUDELOT, S. 759

1963 Muscardinus sansaniensis (LARTET) - GINSBURG, S. 7

1972 Eomuscardinus sansaniensis (LARTET) - BAUDELOT, S. 295 - 307, Taf. XI, Fig. 1 - 5

Material: Eitensheim 1956 XVIII siehe Anhang
Schönenberg 1966 IX

Maße: siehe Anhang

Holotypus: li. Unterkieferast mit M_{1-3} , FILHOL 1891, Taf. 1, Fig. 9, 10

Artdiagnose: Siehe BAUDELOT, 1972, S. 297

Kurzbeschreibung:

Eitensheim:

M^1 li. : Eitensheim 1956 XVIII 26 Taf. V, Fig. 2

Der einzige dreiwurzelige Molar besitzt insgesamt zehn Grate, davon sechs Hauptgrate. Zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, welches vor dem Lingualrand im spitzwinkelig zulaufenden Verbindungsbereich zwischen Protoloph und Metaloph endet, finden sich noch zwei kurze, labialständige Grate. Der längere von beiden liegt dem Vorderen Centroloph näher. Zwischen Vorderem Centroloph und Metaloph liegen

drei weitere Grate, von denen der mittlere der längste ist (vermutlich der Hintere Centroloph).

M_3 li. : Eitensheim 1956 XVIII 25 Taf. V, Fig. 1

Der zweiwurzelige M_3, dessen breite Vorderwurzel in der Zahnlängsachse eine Einschnürung zeigt, weist zwischen Anterolophid und Metalophid drei Zusatzgrate auf, von denen der mittlere der längste ist. Ein bis zur Hälfte der Zahnbreite nach labial ziehendes Centrolophid, das Mesolophid, ein weiterer isolierter Zusatzgrat und Posterolophid vervollständigen das Zahnbild. Am Lingualrand der Zahnkrone sind alle Hauptgrate und der mittlere vordere Zusatzgrat miteinander verbunden, am Labialrand existiert nur die Verbindung hinterer Zusatzgrat - Posterolophid. Alle Haupt- und Nebengrate sind schräg zur Zahnlängsachse gestellt. Der Zahn ist deutlich länger als breit, seine Hinterhälfte stark reduziert und abgerundet.

Schönenberg:

M^2 li. : Schönenberg 1966 IX 35 Taf. V, Fig. 3

Der dreiwurzelige, zweite obere Molar besitzt insgesamt sechs Hauptgrate: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Von den zwischen Protoloph und Metaloph gelegenen Graten erreicht nur der Vordere Centroloph den Lingualrand, zwischen Anteroloph und Vorderem Centroloph finden sich drei Zusatzgrate, von denen der mittlere wieder der längste ist. Die beiden anderen reichen nur knapp bis zur halben Zahnbreite nach lingual. Auch das Hintere Centroloph wird zu beiden Seiten am Labialrand von zwei kleinen, kurzen Zusatzgrätchen begleitet. Das Exemplar ist deutlich kleiner als die bei BAUDELOT (1972, S. 298) aufgeführten Zähne.

Bemerkungen:

Die Exemplare aus beiden Fundstellen werden aufgrund ihrer morphologischen Merkmale zur Art Eomuscardinus sansaniensis gestellt. Ausschlaggebend für die Fundstelle Eitensheim war die Gratzahl des M_3 (mehr als sieben, nämlich neun) und die des M^1 (sechs zwischen Protoloph und Metaloph). An letzterem Zahn fehlt außerdem die Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Lingualrand. Am M^2 aus Schönenberg, an dem nur der Vordere Centroloph den Lingualrand erreicht, sind die Zusatzgrate zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph noch relativ lang, zudem fehlt eine Verbindung des langen vorderen Mittelgrates mit dem Lingualrand.

2.1.4.2 Eomuscardinus aff. sansaniensis (LARTET, 1851)

(Taf. V, Fig. 4 - 16)

1972 Eomuscardinus aff. sansaniensis (LARTET) - ENGESSER, S. 223, Abb. 82

Material: Kleineisenbach 1972 XVI siehe Anhang
Giggenhausen 1952 XIV

Maße: siehe Anhang und Diagramm

Diagnose: siehe ENGESSER, 1972, S. 223 - 225

Beschreibung:

Kleineisenbach:

P_4 re. : Kleineisenbach 1972 XVI 11 Taf. V, Fig. 7

Die beiden einwurzeligen Praemolaren besitzen neben vier Hauptgraten (Anterolophid, Metalophid, Mesolophid, Posterolophid) einen Zusatzgrat zwischen den beiden letzten Hauptgraten.

M_1 li. : Kleineisenbach 1972 XVI 12 Taf. V, Fig. 8

Die beiden zweiwurzeligen Molaren weisen neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, dem kurzen,bis knapp vor die Zahnmitte reichenden Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid noch einen Zusatzgrat zwischen den beiden letzten Hauptgraten auf, der bis zum Lingualrand reicht.

M_2 li. : Kleineisenbach 1972 XVI 13 Taf. V, Fig. 9

Die beiden dreiwurzeligen Molaren zeigen dieselbe Anzahl der Haupt- und Zusatzgrate wie die M_1 . Im Unterschied dazu ist deren Vorderbreite deutlich größer als die Hinterbreite.

M_3 li. : Kleineisenbach 1972 XVI 14 Taf. V, Fig. 10

Der einzige überlieferte zweiwurzelige Molar zeigt im Gegensatz zu seinen Vorgängern einen zweiten kurzen Zusatzgrat zwischen den beiden ersten Hauptgraten.

P^4 li. : Kleineisenbach 1972 XVI 8 Taf. V, Fig. 4

Die Wurzel des Praemolaren zeigt in der Längsachse des Zahnes einen Ansatz zur Teilung. Es existieren vier Hauptgrate: Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph. Der

Anteroloph ist kurz, nur als winziger Grat in der Mitte des Zahnvorderrandes gelegen. Zwischen Protoloph und Metaloph liegt ein langer isolierter Zwischengrat, der den Lingualrand nicht erreicht.

M^1 li.: Kleineisenbach 1972 XVI 9 Taf. V, Fig. 5

Die drei überlieferten dreiwurzeligen Molaren sind nach demselben Schema gebaut. Zu den sechs Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph kommt noch ein Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Nur in einem Falle erreicht der Vordere Centroloph den Lingualrand, an beiden anderen Exemplaren endet er deutlich davor.

M^2 li.: Kleineisenbach 1972 XVI 10 Taf. V, Fig. 6

Die beiden dreiwurzeligen Molaren besitzen sieben bzw. acht Hauptgrate. An einem Exemplar ist zwischen den beiden ersten Graten ein kurzer Zwischengrat an der vorderen Innenecke des Zahnes zu bemerken. Am zweiten Exemplar findet sich zwischen fünften und sechsten sowie zwischen siebten und achten Grat je ein kurzes labialständiges Grätchen.

M^3 : nicht überliefert.

Zusammenfassung:

Im Vergleich mit der Merkmalstabelle von BAUDELOT 1972, S. 303 liegen die Exemplare der Fundstelle Kleineisenbach bezüglich ihrer Größe im Variationsbereich der Zähne des Eomuscardinus sansaniensis aus Sansan. Was die Zahl der Grate und Zusatzgrate anlangt, so ist an den wenigen über-

lieferten Exemplaren aus Kleineisenbach vor allem die Zahl der Zusatzgrate geringer als die der Exemplare aus Sansan. Mit sieben Graten (davon zwei Zusatzgrate) an den M_{1-2}, sechs Hauptgraten und einem Zusatzgrat am M^1 sowie sieben Hauptgraten und maximal zwei Zusatzgraten liegen sie doch deutlich an der unteren Grenze der Gratzahlen von Sansan, passen aber besser zu den von ENGESSER 1972 beschriebenen Exemplaren des Eomuscardinus aff. sansaniensis aus Anwil. Wenn auch nur an den drei M^1 ein einziger eine Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Lingualrand zeigt, weisen doch alle drei Exemplare nur einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph auf.

Giggenhausen:

P_4 :

Die beiden einwurzeligen Praemolaren besitzen neben den Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Mesolophid und Posterolophid einen isolierten Zusatzgrat zwischen den beiden letzten Hauptgraten. Sie gleichen somit exakt den unteren Praemolaren des Eomuscardinus aff. sansaniensis aus Kleieisenbach.

M_1 : nicht überliefert.

M_2 : Giggenhausen 1952 XIV 107 Taf. V, Abb. 11

Die Vorderbreite des subtrapezoedrischen Zahnes ist größer als seine Hinterbreite. Das Exemplar zeigt zwei Vorder- und eine Hinterwurzel. Es sind insgesamt sieben Grate vorhanden. Neben den Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid findet sich noch je ein langer Zusatzgrat zwischen den beiden ersten und den beiden letzten

Hauptgraten. Das Centrolophid ist im Gegensatz zu allen anderen Graten extrem kurz und auf den Lingualrand der Zahnkrone beschränkt. Alle Grate mit Ausnahme des Posterolophids sind bogenförmig nach hinten gekrümmt. Der Vordere Zusatzgrat erstreckt sich vom Lingualrand über drei Viertel der Zahnbreite nach labial. Am Lingualrand sind die drei letzten Grate miteinander verbunden, am Labialrand sind dies Anterolophid - Metalophid sowie hinterer Zusatzgrat - Posterolophid.
Drei weitere Molaren sind nach demselben Schema gebaut. Sie besitzen dieselbe Anzahl von Haupt- und Zusatzgraten, ihr Centrolophid ist ebenso kurz wie an dem oben beschriebenen Exemplar und der Vordere Zusatzgrat ebenso lang. Alle Exemplare besitzen zwei Vorder- und eine Hinterwurzel.

M_3 li.: Giggenhausen 1952 XIV 106 Taf. V, Fig. 12

Der Zahn ist deutlich kleiner als der M_2 . Im Gegensatz dazu sind alle Grate mit Ausnahme des ersten schräg zur Zahnlängsachse gestellt. Auch hier finden sich dieselbe Anzahl und Konfiguration von Haupt- und Zusatzgraten wie an den M_2 . Seine Vorderseite ist nur wenig größer als seine Hinterbreite.

p^4 li.: Giggenhausen 1952 XIV 104, 103 Taf. V, Abb. 13,14

Der Umriß des einwurzeligen Zahnes ist oval und in seiner Breitenachse gestreckt. Zwei von drei Zähnen zeigen neben den vier Hauptgraten einen weiteren in der Zahnmittel isolierten Grat. An dem dritten Exemplar wird der Mittelgrat zu beiden Seiten von je einem kleinen Grätchen begleitet.

M^1 re.: Giggenhausen 1952 XIV 105 Taf. V, Fig. 15

Die Zahnkrone ist an ihrer Labialseite beschädigt, die Zahl der Wurzeln ist nicht mehr festzustellen. Der Umriß des Molaren in seiner Labialhälfte ist im Gegensatz zu Eomuscardinus sansaniensis stark in die Länge gezogen und gleicht dadurch dem ersten oberen Molaren von Muscardinus pliocaenicus hispanicus. Wie an diesem Molaren, so zeigt das Exemplar aus Giggenhausen an seinem Lingualrand eine Einbuchtung, bedingt durch das deutliche Abrücken des Anterolophs von den übrigen Graten. Insgesamt sind sieben Grate vorhanden, von denen fünf von lingual nach labial die ganze Zahnbreite durchlaufen. Es sind dies Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Zwischen dem zweiten und dritten Hauptgrat findet sich ein kurzer Zwischengrat. Er ist vom Labialrand isoliert und reicht lingual nicht ganz bis zur Hälfte der Zahnbreite. Ein zweiter Zusatzgrat derselben Länge findet sich zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph. Letzterer Grat reicht vom Labialrand bis über drei Viertel der Zahnbreite nach lingual. Am Labialrand sind die Grate Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden.

M^2 li.: Giggenhausen 1952 XIV 102 Taf. V, Fig. 16

Der dreiwurzelige Zahn zeigt einen gerundet-quadratischen Umriß. Es sind sieben lange, von labial nach lingual reichende Grate vorhanden, dazu finden sich noch drei zusätzliche kürzere Grate. Der erste liegt zwischen Anteroloph und Protoloph und ist auf das linguale Drittel der Zahnbreite beschränkt. Je ein weiterer liegt am Labialrand zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph sowie Hinterem Centroloph und Metaloph. Am Labialrand sind mit Ausnahme

der letzten beiden Grate die übrigen voneinander isoliert. Am Lingualrand ist ein mehrfach unterbrochener Endoloph vorhanden.
Die übrigen drei Molaren sind nach demselben Schema gebaut. Die Zahl der Hauptgrate bleibt gleich, der vorderste Zusatzgrat ist immer auf die Lingualhälfte der Zahnbreite beschränkt. Die beiden Zusatzgrate zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph sowie zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph sind immer vorhanden. An einem Exemplar kommen noch zwei weitere, winzige, auf den Labialrand beschränkte Grätchen zu beiden Seiten des extrem langen Zusatzgrates hinzu.

M^3 :

Die vier dreiwurzeligen Exemplare zeigen zwischen sieben und neun von lingual nach labial durchgehende Grate mit einer weitaus größeren Zahl von Extragrätchen am Zahninnen- und Außenrand, als dies an den M^2 zu beobachten ist. Die Hinterhälfte der Zähne ist immer reduziert und abgerundet.

Diskussion und Zusammenfassung:

Die aus Giggenhausen überlieferten Zähne eines Muscardinus-Vertreters nehmen bezüglich ihrer Merkmale zwischen Eomuscardinus aff. sansaniensis aus Anwil und Muscardinus pliocaenicus hispanicus aus Pedregueras eine Mittelstellung ein. So besitzen die vier P_4 und die M_{2-3} dieselbe Anzahl von Graten, wie sie an den Exemplaren von Anwil zu beobachten ist. Ebenso verhält es sich mit dem einzigen oberen Praemolaren. Der erste obere Molar erweist sich jedoch wegen seiner deutlichen lingualen Einbuchtung, seiner Länge und dem Abstand der drei vorderen Hauptgrate als moderner und entspricht somit durchaus den Exemplaren aus

Pedregueras und Can Llobateres, gleicht aber in seiner Gratzahl noch den Exemplaren aus Anwil. Die M^2 mit sieben durchgehenden Graten und drei kurzen, labialständigen Zusatzgrätchen besitzen weniger Grate als die Zähne aus Anwil. Fassen wir die einzelnen Merkmale der Zähne aus Giggenhausen zusammen, so ergibt sich ein Bautyp nach dem Zahnmuster des Eomuscardinus aff. sansaniensis, der sich jedoch wegen der Gestaltung des M^1 und der Gratzahl der M^2 als deutlich evoluierter (da reduzierter) erweist. Somit nimmt die Fundstelle Giggenhausen innerhalb der Fundstellenabfolge Anwil - Kleineisenbach - Giggenhausen - Marktl eine Zwischenstellung ein, da in Marktl bereits die vallesische Form Muscardinus pliocaenicus hispanicus erscheint, während in Kleineisenbach eine dem Eomuscardinus aff. sansaniensis entsprechende Form auftritt.

2.1.5 Gattung Muscardinus KAUP, 1829

Typusart: Muscardinus avellenarius LINNÉ 1758

2.1.5.1 Muscardinus pliocaenicus hispanicus DE BRUIJN 1966

(Taf. V, Fig. 17 - 20)

1966 Muscardinus (Muscardinus) crusafonti n. sp., HARTENBERGER, S. 598 - 599, Fig. 2

Material: Marktl siehe Anhang
Hammerschmiede siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: li. M_1 , PEC 2008, DE BRUIJN 1966, Taf. I, Fig.10

Artdiagnose: siehe DE BRUIJN, 1966, S. 2

Kurzbeschreibung:

Der einzige aus Marktl überlieferte M^2 wird zusammen mit den Zähnen aus Hammerschmiede beschrieben.

Hammerschmiede:

P^4 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 246 Taf. V, Fig. 18

Der einwurzelige, im Umriß rundlich-ovale Praemolar zeigt vier Grate. Die Usur am Hinterrand der Krone identifiziert die Grate wie folgt: Der Anteroloph fehlt, zwischen Protoloph und Metaloph liegt ein isolierter Zwischengrat und dahinter folgt ein langer Posteroloph.

M^1 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 247 Taf. V, Fig. 19

Der einzige erhaltene obere Molar zeigt einen trapezoedrischen Umriß. Er ist länger als breit und seine Vorderbreite ist geringer als seine Hinterbreite. Die Längung des Zahnes ist durch den größeren Abstand der beiden vordersten Grate zueinander bedingt und wird durch eine linguale Einbuchtung zwischen Anteroloph und Protoloph noch verstärkt. Der Molar besitzt eine Innen- und zwei Außenwurzeln. Es sind fünf lange und zwei kürzere Grate vorhanden. Der mittlere lange Grat - der Vordere Centroloph - ist mit dem lingualen Ende des Protolophs verbunden. Der dahinterliegende, nur halb so lange Grat ist der Hintere Centroloph, der vom Labialrand nur knapp bis zur Mitte der Zahnbreite reicht. Zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph liegt ein weiteres labialständiges Zusatzgrätchen, nur halb so lang wie der Hintere Centroloph. Alle Grate sind am Labialrand voneinander isoliert, am Lingualrand sind Protoloph, Vorderer

Centroloph und Metaloph miteinander verbunden, Anteroloph und Posteroloph sind isoliert.

M^2 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 248 Taf. V, Fig. 20

Der dreiwurzelige, gerundet-quadratische Zahn besitzt sechs von labial nach lingual verlaufende, lange Grate. Dazu kommen noch an vorliegendem Exemplar drei Zusatzgrate. Die Hauptgrate verlaufen - mit Ausnahme des Anterolophs und des Posterolophs - s-förmig geschwungen von labial nach lingual, wobei die Krümmung der einzelnen Grate zum Hinterrand der Zahnkrone schwächer wird. Der vorderste Zusatzgrat reicht vom Lingualrand bis knapp vor die Mitte der Zahnbreite. Zwei weitere Grätchen finden sich zwischen Anteroloph und Vorderem Centroloph; das eine ist kurz und lingualständig, das zweite labialständig und bis zur Mitte der Zahnbreite reichend. Ein weiteres Grätchen liegt zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph und ein letztes zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Während am Labialrand alle Grate miteinander verbunden sind, findet sich am Lingualrand ein Endoloph, welches zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph unterbrochen ist.

Der beschriebene Zahn ist von drei erhaltenen Molaren - was die Zahl der Zusatzgrätchen betrifft - der komplizierteste. Die beiden anderen Exemplare besitzen zwar ebenfalls den vorderen, lingualständigen Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph, aber nur jeweils zwei weitere, extrem kurze, labialständige Grätchen.

Der M^2 aus Marktl (Marktl 1952 X 3, Taf. V, Fig. 17) entspricht in Zahl und Anordnung der Grate und Zusatzgrate genau dem oben beschriebenen Zahn aus Hammerschmiede.

Diskussion und Zusammenfassung:

Die vorliegenden Zähne aus Marktl und Hammerschmiede zeigen an den M^{1-2} Gratreduktionen, die sie deutlich von den Formen Eomuscardinus sansaniensis aus Sansan und Eomuscardinus aff. sansaniensis aus Anwil unterscheiden. Mit fünf vom Lingualrand bis zum Labialrand durchgehenden Hauptgraten am M^1 und sechs am M^2 sowie ihren Größendimensionen können sie nur mit den Arten Muscardinus crusafonti (Can Llobateres) und Muscardinus pliocaenicus hispanicus (Pedregueras) verglichen werden. Über erstere Art schreibt HARTENBERGER 1966:
" M. hispanicus DE BRUIJN 1966 de Pedregueras est une stade evolutive legerement posterieur a celui de M. crusafonti (cf. description)."
Nach den Abbildungen und der Beschreibung HARTENBERGERS sind - weder was die Zahl und Anordnung der Zusatzgrate betrifft, noch in den Größendimensionen - zwingende Unterschiede zwischen beiden Formen festzustellen, die die Abtrennung der Exemplare aus Can Llobateres als eigene Art rechtfertigen könnten. Da zwar beide Arten 1966 veröffentlicht wurden, die Arbeit von DE BRUIJN im Februar, die Publikation von HARTENBERGER dagegen im Juni des gleichen Jahres vorgelegt wurde, wird aus Prioritätsgründen die Form Muscardinus pliocaenicus hispanicus bevorzugt.

Der M^1 aus Hammerschmiede stimmt in Gratzahl exakt mit dem Exemplar aus Pedregueras (DE BRUIJN, 1966, Taf. I, Abb. 16) überein. An den drei M^2 ist zwar die Zahl der durchgehenden Hauptgrate mit den Exemplaren der spanischen Fundstelle gleich, doch variiert die Zahl der labialständigen Zusatzgrätchen an der süddeutschen Fundstelle (mit bis zu dreien an einem Exemplar). Trotz fehlender Zähne des Unterkiefers halte ich die Zuordnung der Exemplare aus Marktl und Hammerschmiede zur Art bzw. Unterart M. pliocaenicus hispanicus für gerechtfertigt.

2.1.6 Gattung Glirudinus DE BRUIJN, 1966

Typusart: Glirulus gracilis, DEHM, 1950

Typlokalität: Wintershof-West (MN 3)

Original-Gattungsdiagnose: nach DE BRUIJN, 1966, S. 16:

Small GLIRIDAE with extremely low crowned cheek teeth. Occlusal surface slightly concave. Numerous low and narrow enemal ridges, which make an angle of ± 45° with the longitudinal axis of the teeth.

Problemstellung:

Die beiden durch DEHM 1950 aufgestellten Arten - Glirudinus gracilis und Glirudinus modestus - zeigten an ihrer Typlokalität Wintershof-West zahlreiche gemeinsame Merkmale in Morphologie und Größe. DEHM selbst betonte, daß Übergänge existieren, auch eine Bastardisierung wurde nicht ausgeschlossen. Die von SCHALK 1957 beschriebene, ältere Fauna von Bissingen zeigte zwischen beiden Arten deutlichere Unterschiede. Mit der Veröffentlichung der DE BRUIJN'schen Arbeiten (1966, 1967) wurde das Gesamtmaterial durch spanische Fundstellen erweitert und für beide Arten die neue Gattung Glirudinus geschaffen. Entwicklungsgeschichtliche Details waren unbekannt. Unter den unveröffentlichten Faunen aus Schnaitheim und Erkertshofen waren ebenfalls zu einem großen Anteil Exemplare der Gattung Glirudinus vertreten, die in verschiedenen Merkmalen Unterschiede zu den Vertretern der älteren Fundstellen Bouzigues, Bissingen und Wintershof-West aufwiesen. Der eigentliche Anlaß, die beiden Arten im Rahmen des bestehenden Materials nochmals zu bearbeiten, war das überraschende Auftauchen von Glirudinus cf. gracilis in den Fundorten Anwil und Sansan (ENGESSER, 1972), womit eine vermeintliche Merkmalskonstanz innerhalb einer enormen stratigraphischen Reichweite zur Diskussion stand.

Spezielle Untersuchungsmethode:

Zur Analyse der Merkmalsveränderungen der Glirudinusarten wurden die Fundstellen Bouzigues, Bissingen, Wintershof-West, Schnaitheim und Erkertshofen herangezogen, da hier in meist ausreichendem Maße Material zur Verfügung stand und die zeitliche Abfolge der Fundstellen bereits durch frühere Autoren (FAHLBUSCH, 1970; CICHA, FAHLBUSCH & FEJFAR, 1972) geklärt wurde. Anhand dieser Ergebnisse wurden dann Vergleiche bezüglich Entwicklungshöhe und stratigraphischer Zuordnung anderer Fundstellen, in denen Glirudinusarten auftraten, erstellt.

Zur Beobachtung der Veränderung an Zahnmorphologie und Grösse wurden zwar alle Praemolaren und Molaren des Unter- und Oberkiefers herangezogen, doch lag das Hauptgewicht in der getrennten Beurteilung jeweils an den beiden ersten Molaren, da sie in der Regel weitaus häufiger erhalten sind und eine größere Regelmäßigkeit im Gratbau aufweisen als beispielsweise die $M_{\overline{3}}^{3}$. Die Morphologie und Größe der Praemolaren und letzten Molaren ist in eigenen Tabellen kurz erläutert (siehe Tab. 1 - 4). Neben den bisher üblichen Merkmalen wie Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate, Stellung der Grate und deren Verbindungen, Größe der Zähne, werden Verbindungen des Labial- und Lingualrandes sowie die Häufigkeitsverteilung der Bereiche, zwischen denen diese Unterbrechungen und Verbindungen zu lokalisieren sind, berücksichtigt. Speziell an den beiden oberen Molaren werden Verbindungen der Grate innerhalb des Trigons bzw. der Trigongrate mit dem lingualen Teil des Protolophs oder Endolophs untersucht. Im einzelnen sind dies:

Untere Molaren:

a) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate	Diagramm 3, 15
b) Verbindungen des Labialrandes	Diagramm 4, 16
c) Unterbrechungen und Verbindungen des Lingualrandes	Diagramm 5, 17
d) Prozentualverteilung der von den Unterbrechungen des Lingualrandes betroffenen Grate	Diagramm 6, 18
e) Größenverhältnisse	Diagramm 7, 19

Obere Molaren:

f) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate	Diagramm 8, 9, 20
g) Unterbrechungen und Verbindungen des Labialrandes	Diagramm 10, 21
h) Prozentualverteilung der von der Labialrandunterbrechung betroffenen Bereiche	Diagramm 11, 22
i) Gratverbindungen innerhalb des Trigons	Diagramm 12, 23
k) Gratverbindungen mit dem Endoloph	Diagramm 13, 24
l) Größenverhältnisse	Diagramm 14, 25

2.1.6.1 Glirudinus modestus (DEHM, 1950)

(Taf. VI, Fig. 1 - 23; Taf. VII, Fig. 17)

1950 Glirulus modestus n. sp.-DEHM, S. 396, Abb. 104-106, 108 - 110, non 107, non 111

1950 Glirulus gracilis n. sp.-DEHM, S. 394, Abb. 91, 93, 94, 99

1957 Glirulus modestus DEHM.- SCHALK, S. 100, Abb. 67 - 71, Taf. III, Fig. 16 - 20

1957 Glirulus gracilis DEHM.- SCHALK, S. 101, Abb. 73, Taf. III, Fig. 22

1957 Glirulus sp.-SCHALK, S. 102, Abb. 78, Taf. III, Fig. 28

1960 Myoxide II.-TOBIEN, S. 13 - 14, Taf. I, Fig. 5

1966 Muscardinus (Muscardinulus) bouziguensis THALER, S. 110, Pl. XV, Fig. E, F

1967 Glirudinus modestus (DEHM, 1950).-DE BRUIJN, S. 396 - 399, Fig. 104 - 113

1968 Glirudinus cf. modestus DEHM.-BAUDELOT & DE BONIS, S. 162

1969 Glirudinus modestus (DEHM).-BAUDELOT, S. 224

1973 Glirudinus cf. modestus (DEHM).-DE BONIS, S. 50 - 52, S. 40, Fig. 15

1973 Muscardinulus aff. bouziguensis GIGOT & MEIN, S. 3293

1974 Glirudinus modestus (DEHM, 1950).-DE BRUIJN & MOLTZER, S. 133, Pl. 2, Fig. 17, 19

1974 Glirudinus bouziguensis (THALER, 1966).-AGUILAR, S. 369 - 370, Fig. 21, a - e

1976 Glirudinus modestus (DEHM, 1950).-DAAMS, S. 174 - 176, Pl. 4, Abb. 9 - 12

Material:	Bouzigues	siehe Anhang
	Bissingen 1954 XII	siehe Anhang
	Wintershof-West 1937 II	siehe Anhang
	Schnaitheim 1940 V	siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: Unterkiefer mit P_4 - M_1 ; Wintershof-West, 1937 II 10814;

Original-Diagnose der Art modestus nach DEHM, 1937, S. 396:

Glirulus, ähnlich G. gracilis n. sp., aber Zahl der Zwischengrate nicht so groß, Stärkeunterschied zwischen den Haupt- und Zwischengraten deutlich, Kronenoberfläche leicht konkav.

Neufassung der Artdiagnose:

Kleinwüchsiger Vertreter der Gattung Glirudinus mit schwach konkaver Kaufläche. Haupt- und Nebengrate schließen mit Ausnahme des ersten und letzten Grates an den unteren Molaren mit der Zahnlängsachse einen Winkel von 60° ein. Zahl der Zusatzgrate im Vorder- und Hinterbereich zwischen 0 - 3, im Mittelbereich zwischen 0 - 2 schwankend. Am M_2 fehlt die

Merkmale der P_4 von Glirudinus modestus (DEHM)

Tab. 1

Fundstellen	N	Länge min.	Länge D.	Länge max.	Breite min.	Breite D.	Breite max.	Centrolophid isoliert	Centrolophid verbunden	Linguairam. unterbrochen	Linguairam. geschlossen	Zusatzgrate vorne	Zusatzgrate Mitte	Zusatzgrate hinten
Schnaitheim	14	0,62	0,71	0,82	0,62	0,73	0,82	1 x	13 x	12 x	2 x	14 x	1 x	4 x
Wintershof-West	7	0,62	0,64	0,67	0,55	0,64	0,71	3 x	4 x	6 x	1 x	7 x	1 x	7 x
Bissingen	30	0,55	0,65	0,70	0,55	0,67	0,75	12 x	18 x	23 x	7 x	26 x	1 x	4 x
Bouzigues	-		-			-			-		-		-	

Merkmale der p^4 von Glirudinus modestus (DEHM)

Fundstellen	N	Länge min.	Länge D.	Länge max.	Breite min.	Breite D.	Breite max.	außerhalb Ant.-Protol.	Zusatzgrate und Grate innerhalb des Trigons: Protoloph-Vord.Centrol.	Vord. Centrol.	Hint. Centrol.	Hint.Centrol.- Metaloph	außerhalb Metal.- Posterol.
Schnaitheim	10	0,62	0,65	0,67	0,75	0,82	0,90	0 x	2 x	10 x	1 x	0 x	0 x
Wintershof-West	2	0,62	0,64	0,67	0,76	–	0,79	0 x	0 x	2 x	0 x	0 x	0 x
Bissingen	8	0,62	0,64	0,70	0,75	0,79	0,85	0 x	1 x	8 x	1 x	0 x	0 x
Bouzigues	-		-			-			-	-	-	-	-

Merkmale der M_3 von Glirudinus modestus (DEHM) Tab. 2

		Länge			Breite			Zusatzgrate														Labialschleifen			
								AER				CER_1				CER_2				PER				Lirte	
Fundstellen	N	min.	D.	max.	min.	D.	max.	3	2	1	0	3	2	1	0	3	2	1	0	3	2	1	0	vorne	hinten
Schnaitheim	8	0,77	0,91	0,97	0,72	0,86	0,95	0x	0x	4x	4x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	1x	7x	0x	7x	3x
Wintershof-West	3	0,75	0,77	0,80	0,72	0,74	0,75	2x	1x	0x	0x	0x	0x	1x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	2x	1x	0x	1x	3x
Bissingen	3	0,87	0,88	0,90	0,83	0,87	0,90	3x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	3x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	0x	3x	3x	1x
Bouzigues	0																								

Merkmale der M^3 von Glirudinus modestus (DEHM)

		Länge			Breite			Zusatzgrate			
Fundstellen	N	min.	D.	max.	min.	D.	max.	ER	AER	M	PER	IR
Schnaitheim	5	0,75	0,83	0,90	0,97	1,08	1,15	-	1 x 2 3 x 1	4 x 1	3 x 1	-
Wintershof-West												
Bissingen	1		0,70			0,95		1 x 1	1 x 1	-	1 x 1	-
Bouzigues												

Labialschleife zwischen Centrolophid und Mesolophid. Am M^1 nie mehr als sieben, am M^2 nie mehr als fünf Zusatzgrate. Der M^2 in der Regel ohne Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph.

Beschreibung:

Auf eine Beschreibung der Zähne von Glirudinus modestus (DEHM) kann verzichtet werden, da durch DEHM, 1937, SCHALK, 1957, DE BRUIJN, 1967 und DAAMS, 1976 ausreichende Beschreibungen vorliegen.

Merkmalsveränderungen an Glirudinus modestus (DEHM) innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundorte Bouzigues - Bissingen - Wintershof-West - Schnaitheim.

Untere Molaren:

a) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 3

M_1 :

Aus dem Diagramm 3 ergibt sich, daß innerhalb der vier beobachten Fundorte an den Fundstellen Bissingen und Wintershof-West die stärkste Zunahme der Zusatzgrate im Bereich Anterolophid-Metalophid erfolgte. Exemplare mit nur einem Zusatzgrat im Vorderbereich, wie sie in Bouzigues die Regel waren, fehlen. Zähne solcher Bauweise sind in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim vertreten, in der der Anteil der im Vorderbereich (zwischen Anterolophid und Metalophid) mehrgratigen Exemplare im Vergleich zu Bissingen und Wintershof-West stark abfällt, aber noch deutlich über den Werten von Bouzigues liegt.

Für den mittleren und hinteren Bereich ergibt sich zwar ebenfalls ein Anstieg der Zusatzgrate in den Fundorten Bissingen und Wintershof-West, aber in Schnaitheim ein Rückgang der Zusatzgrate auf dieselben Werte wie in Bouzigues.

M_2 :

Mit geringen Abweichungen in allen Bereichen ergibt sich für den M_2 das schon am M_1 beobachtete Bild. So existiert bereits in Bouzigues eine geringe Anzahl von M_2, die zwei Zusatzgrate im Vorderbereich aufweisen. Der prozentuale Anstieg der Zusatzgrate in allen drei Bereichen, ausgehend von Bouzigues über Bissingen zu Wintershof-West und der Abfall auf das Niveau von Schnaitheim, ist deutlich.

Zusammenfassung:

Ausgehend von der sehr einfach gebauten Form aus Bouzigues (1 - 2 Zusatzgrate im Vorderbereich, 0 zu beiden Seiten

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate von M_{1-2} an Glirudinus modestus (DEHM) in den Fundstellen
Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim

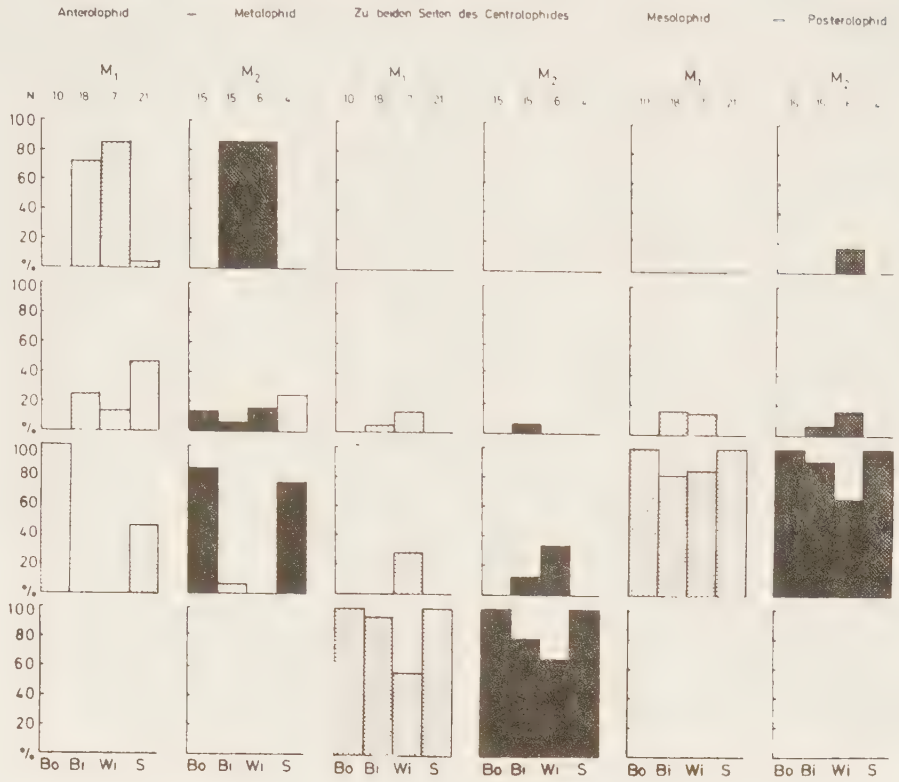


Diagramm 3

des Centrolophides, 1 Zusatzgrat im Hinterbereich) ergibt sich eine Zunahme der Zusatzgrate in allen Bereichen über die Fundstellen Bissingen nach Wintershof-West und ein anschließender Abfall in der Fundstelle Schnaitheim. Am deutlichsten ist der Anstieg der Zusatzgrate im Bereich Anterolophid - Metalophid dokumentiert, während die beiden anderen Bereiche diese Bewegung weitaus weniger deutlich vollziehen. Es zeigt sich ferner, daß die jeweils an einer Fundstelle auftretenden Maxima an Zusatzgraten in einzelnen Bereichen auch dem am häufigsten auftretenden Zahntyp entsprechen. So ist beispielsweise in Bissingen mit den aus den Einzelbereichen des M_1 auftretenden Maxima (Vorderbereich über 70 %, Mittelbereich über 90 %, Hinterbereich über 80 %), der seiner Bauweise nach unter allen Molaren am häufigsten vorhandene Zahn - mit drei Zusatzgraten vorne, ohne Zusatzgrat in der Mitte und einem Zusatzgrat hinten - verkörpert.

b) Verbindungen des Labialrandes Diagramm 4

Speziell an den Formen Glirudinus modestus (DEHM), Glirudinus gracilis (DEHM) und Glirudinus undosus n. sp. treten in verstärktem Maße Labialrandverbindungen, sog. Schleifen, zwischen Haupt- und Nebengraten auf. Es sind dies die Labialrandschleifen von Anterolophid - Metalophid, Centrolophid - Mesolophid und langer Hinterer Zusatzgrat - Posterolophid.

M_1 :

Während in Bouzigues die Schleifenbildung zwischen Anterolophid - Metalophid noch bei 90 % aller Zähne zu finden ist, sinkt sie über Bissingen nach Wintershof-West bis auf 55 % ab und erreicht in Schnaitheim mit 100 % einen neuen Höhepunkt. Mit nur 10 % und nur an der Fundstelle Bissingen ist die Schleifenbildung im Mittelbereich zwischen Centrolophid -Mesolophid sehr gering. Genau im Gegensatz zum ersten Bereich verläuft die Labialrandverbindung im letzten Bereich. Sie steigt von Bouzigues mit 70 % nach Bissingen auf 100 % und nimmt dann stark ab (Schnaitheim über 30 %).

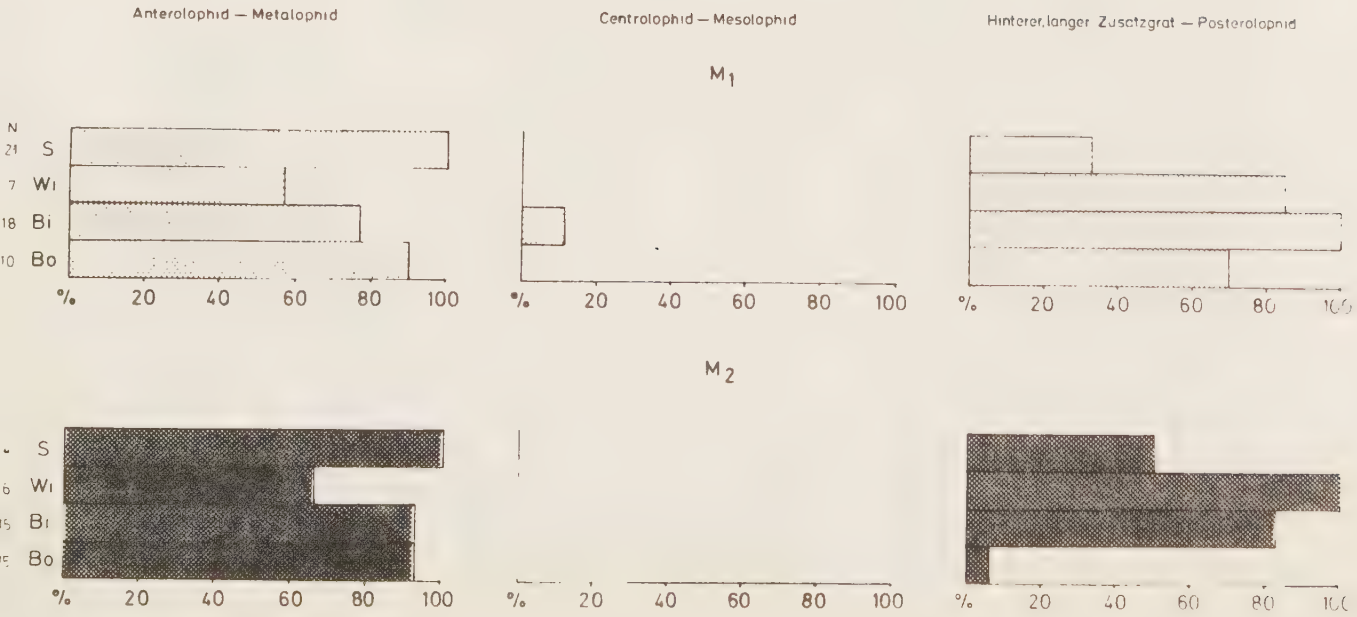
M_2 :

Mit zwei Ausnahmen ergibt sich für die Schleifenbildungsbereiche am M_2 ein ähnliches Bild wie am M_1 . Eine Schleifenbildung im Mittelbereich fehlt an allen Fundstellen. Dieses Fehlen ist auf die Art modestus beschränkt und dient zur Abgrenzung gegenüber den Arten gracilis und undosus. Ein anderes, im Vergleich zu den Schleifenbildungen des M_1 abweichendes Merkmal ist die ungewöhnlich niedrige Prozentzahl der Exemplare aus Bouzigues, an denen nur über 5 % aller Zähne eine Schleife im letzten Bereich aufweisen.

Zusammenfassung:

Absolut gesehen, steigt sowohl am M_1 als auch am M_2 die Schleifenhäufigkeit über alle drei Bereiche von Bouzigues nach Bissingen an und sinkt in den beiden restlichen Fundstellen wieder ab, ohne jedoch das Niveau von Bouzigues zu erreichen. Das Fehlen der Schleifenbildung zwischen Centrolophid - Mesolophid wird im Vergleich zu den

Prozentuale Verteilung der Labialschleifenbildung an M_{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM)
an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



Arten gracilis und undosus für die Art modestus als Artmerkmal herangezogen. Mit Ausnahme des M_2 unterliegen die Schwankungen der Schleifenbildung in den entsprechenden Bereichen an M_1 und M_2 denselben Tendenzen.

c) Unterbrechungen und Verbindungen des Lingualrandes

Diagramm 5

An den unteren Molaren der Art modestus erscheinen sowohl Exemplare mit geschlossenem Lingualrand als auch mit unterbrochenem Lingualrand. Ganz allgemein gesehen sind an allen vier Fundstellen Zähne mit letzterem Merkmal in der Überzahl.

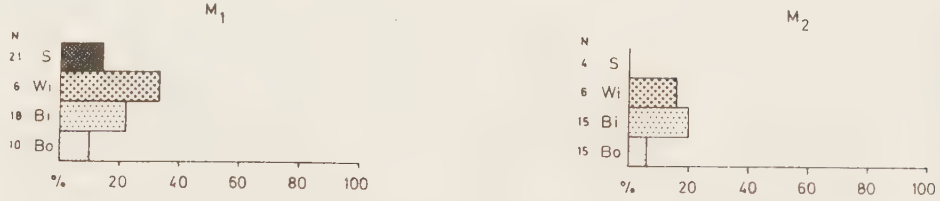
M_1 :

Der prozentuale Anteil der Exemplare mit geschlossenem Lingualrand, ausgehend von der Fundstelle Bouzigues steigt in Bissingen und Wintershof-West an und erreicht in Schnaitheim einen Tiefpunkt, der aber noch über dem Niveau von Bouzigues liegt.

M_2 :

Ein ähnliches Bild ergibt sich für den M_2 , doch liegt hier das Maximum der Exemplare mit geschlossenem Lingualrand an der Fundstelle Bissingen, während in Schnaitheim nur noch Zähne mit unterbrochenem Lingualrand vorhanden sind.
Die Anzahl der Lingualrandunterbrechungen Glirudinus modestus (DEHM) reicht von der einfachen bis zur dreifachen Unterbrechung.

Prozentuale Verteilung der M_{1-2} mit geschlossenem Lingualrand von Glirudinus modestus (DEHM)
an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



Prozentuale Verteilung der ein-dreifachen Unterbrechungen des Lingualrandes an M_{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM)
an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim

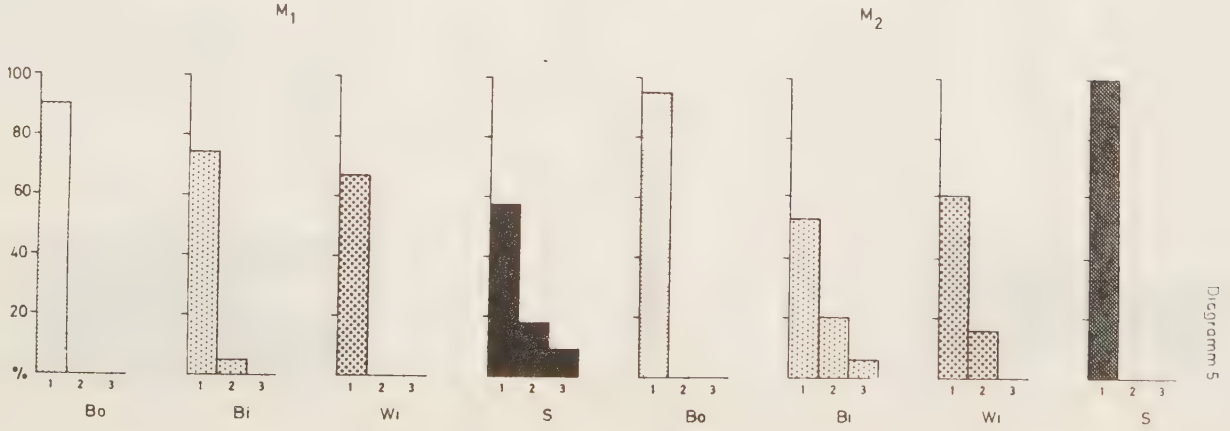


Diagramm 5

M_1 :

Zunächst ist festzustellen, daß an allen Fundstellen der prozentuale Anteil der einfachen Unterbrechung im Vergleich zur mehrfachen Unterbrechung überwiegt. Außerdem tritt nur in der Fundstelle Bissingen ein geringer Prozentsatz von zweifachen Unterbrechungen auf, während in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim bis zu dreifache Unterbrechungen vorhanden sind. Generell nimmt der Anteil der einfachen Unterbrechungen von Bouzigues nach Schnaitheim ab, bedingt durch den oben erwähnten allgemeinen Trend der Zunahme von Zähnen mit durchgehendem Lingualrand (mit Ausnahme von Schnaitheim) und den großen Anteil der Schnaitheimer Exemplare mit Mehrfachunterbrechungen.

M_2 :

Auch hier liegt der Schwerpunkt der Unterbrechungen an allen Fundstellen in der einfachen Unterbrechung, doch der prozentuale Anteil der einfachen Unterbrechungen sinkt von Bouzigues nach Bissingen stark ab, steigt aber über Wintershof-West nach Schnaitheim bis zu 100 % an. Dies ist sowohl durch die Anzahl der Exemplare mit durchgehendem Lingualrand bedingt als auch durch Aufsplitterung der Mehrfachunterbrechungen in den Fundorten Bissingen und Wintershof-West.

Zusammenfassung:

Ausgehend von der ältesten Fundstelle Bouzigues steigt der prozentuale Anteil der Zähne mit geschlossenem Lingualrand über Bissingen nach Wintershof-West an und sinkt in Schnaitheim auf das Niveau von Bouzigues zurück. Bei der Anteilsanalyse der Exemplare mit Unterbrechungen des

Lingualrandes ist am M_1 innerhalb der vier Fundstellen eine Abnahme der einfachen Unterbrechungen festzustellen. Sie ist zum einen bedingt durch die allgemeine Abnahme von Exemplaren mit Lingualrandunterbrechung und zum anderen durch die Aufsplitterung der Schnaitheimer Exemplare in mehrfache Unterbrechungen zu Ungunsten der einfachen. Am M_2 entsprechen die Maxima der Einfachunterbrechung der Ab- und Zunahme des Gesamtanteils aller möglichen Unterbrechungen. Ausgehend von den Exemplaren der Fundstelle Bouzigues ergibt sich für die M_{1-2} eine Zunahme der Mehrfachunterbrechungen in den jüngeren Fundstellen.

d) Prozentualverteilung der von den Unterbrechungen des Lingualrandes betroffenen Bereiche:

Diagramm 6

Die Aufschlüsselung der ein- bis mehrfachen Unterbrechungen wird hier in Beziehung zu den Graten gesetzt, vor denen diese Unterbrechung erfolgt.

M_1 :

Während in Bouzigues der Lingualrand der Exemplare immer nur vor dem Mesolophid unterbrochen ist (wie bei den meisten Gliriden also im üblichen Quertal), treten in Bissingen zum ersten Mal Unterbrechungen vor dem Centrolophid auf und erstmals eine kombinierte Unterbrechung vor dem Centrolophid - vor dem Mesolophid, doch bleibt die Unterbrechung vor dem Mesolophid beherrschend. Die Abweichung von diesem, drei Fundstellen beherrschenden Maximum, beruht auf zwei Faktoren: Zum einen ist unter den einfachen Unterbrechungen diejenige vor dem Centrolophid (Nr. 7)

Prozentuale Verteilung der Unterbrechungen des Lingualrandes der M_{1-2} von *Glirudinus modestus* (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim

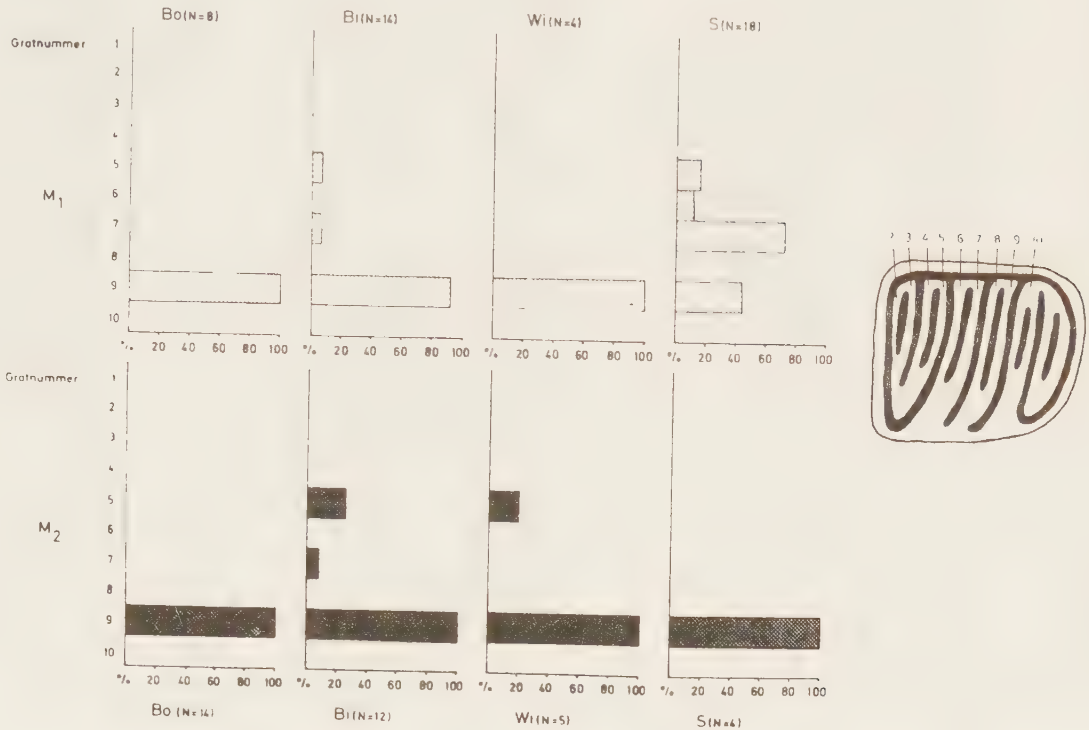


Diagramm 6

häufiger als die vor dem Mesolophid bzw. vor dem Metalophid, vor dem Zusatzgrat, vor dem Centrolophid (Nr. 5, 6, 9).

M_2 :

An allen Fundstellen ist auch hier die Unterbrechung vor dem Mesolophid am häufigsten. An der Fundstelle Bissingen existieren drei Zweierkombinationen (zweimal vor dem Metalophid und vor dem Mesolophid (Nr. 5, 9), einmal vor dem Centrolophid, vor dem Mesolophid (Nr. 7, 9) und eine Dreierkombination (vor dem Metalophid, vor dem Centrolophid, vor dem Mesolophid, Nr. 5, 7, 9), in Wintershof-West nur eine Zweierkombination (vor dem Metalophid, vor dem Mesolophid, Nr. 5, 9).

Zusammenfassung:

Mit einer Ausnahme (M_1 in Schnaitheim) ist an beiden Molaren die einfache Lingualrandunterbrechung vor dem Mesolophid (Nr. 9) prozentual am häufigsten vertreten. Weitere bevorzugte Unterbrechungsstellen liegen vor dem Metalophid und vor dem Centrolophid, die bei Zweier- oder Dreier-Kombinationen in Erscheinung treten. Ihr Fehlen am M_1 in Wintershof-West und am M_2 in Schnaitheim ist sicherlich auf die geringe Anzahl der Exemplare zurückzuführen. Zwei- oder dreifache Unterbrechungen des Lingualrandes sind selten.

e) Größenverhältnisse — Diagramm 7

Sowohl bei der Beurteilung der zahnmorphologischen Merkmale als auch der Größenverhältnisse wurde zwischen M_1 und M_2 unterschieden. Im Längen-Breiten-Diagramm wurden sowohl Einzelwerte als auch Vertrauensrechtecke berücksichtigt,

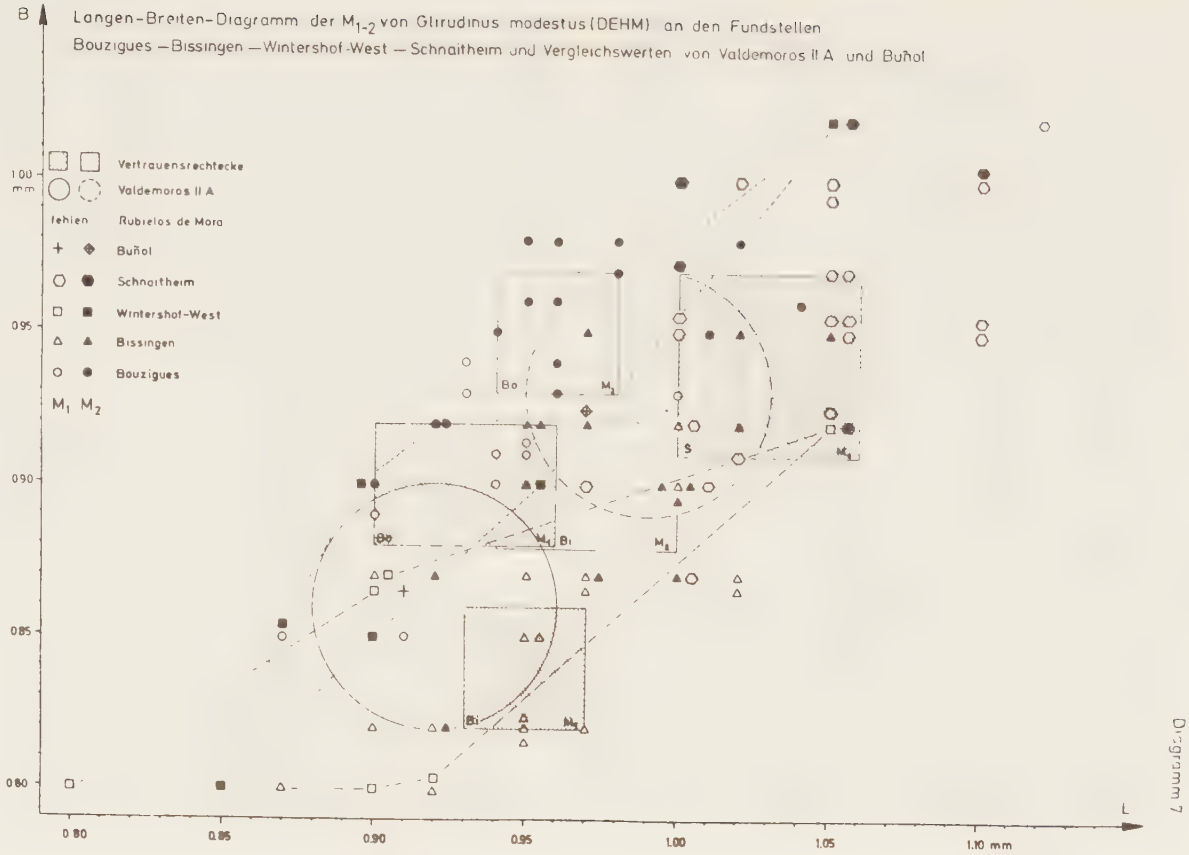

B
Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen
Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim und Vergleichswerten von Valdemoros II A und Buñol
Vertrauensrechtecke
Valdemoros II A
fehlen Rubielos de Mora
Buñol
Schnaitheim
Wintershof-West
Bissingen
Bouzigues
M_1 M_2
1.00 mm
0.95
0.90
0.85
0.80
0.80
0.85
0.90
0.95
1.00
1.05
1.10 mm
L
Bo
Bi
S

Diagramm 7

sofern die Anzahl der Exemplare ausreichend war. Durch die Vertrauensrechtecke wird zunächst deutlich, daß im Durchschnitt die M_2 deutlich größer sind als die entsprechenden M_1 . Auch erweisen sich die Zähne aus Bouzigues deutlich größer als die Exemplare aus Bissingen. Obwohl die Einzelwerte für die Fundstelle Wintershof-West gering sind, scheinen sie insgesamt in ihrer Streuung den Größenverhältnissen der Exemplare aus Bissingen zu entsprechen. Die Exemplare aus Schnaitheim sind jedoch im Vergleich zu den drei übrigen Fundstellen die größten Zähne. Eine Aufschlüsselung des Längen-Breiten-Diagramms zeigt, daß sowohl in Bezug auf die Länge bei M_1 und M_2 als auch für die Breite von M_1 und M_2 die Abweichungen an den Fundpunkten ähnlich verlaufen. Bezüglich der Durchschnittslänge ergibt sich an beiden Molaren eine Längenabnahme an der Fundstelle Wintershof-West, während die Breite sowohl in Bissingen und Wintershof-West im Vergleich zu Bouzigues abnimmt und erst in Schnaitheim einen Höhepunkt innerhalb der vier Fundstellen erreicht.

Zusammenfassung:

In der zeitlichen Abfolge der vier beobachteten Fundstellen erfolgt im Vergleich zu den Exemplaren aus Bouzigues in Bissingen und Wintershof-West eine Größenabnahme (bedingt in Bissingen durch einen Rückgang der Breite, in Wintershof-West durch einen Rückgang von Länge und Breite) und eine enorme Größenzunahme in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim.

Obere Molaren:

f) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 8

Um die spezielle Verteilung der Zusatzgrate an den oberen Molaren zu ermitteln, wurden fünf Bereiche innerhalb der Kaufläche des Zahnes ausgeschieden, in denen ein oder mehrere Zusatzgrate auftreten können. Diese Bereiche (1-5) werden abgegrenzt durch die Hauptgrate:
Anteroloph - Protoloph (1), Protoloph - Vorderer Centroloph (2), Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph (3), Hinterer Centroloph - Metaloph (4) und Metaloph - Posteroloph (5).

M^1 :

Während sich in den Bereichen 1, 3 und 5 nie mehr als ein Zusatzgrat findet, tritt im Bereich 2 nie weniger als ein Zusatzgrat auf, im Bereich 4 nie mehr als zwei Zusatzgrate. Die prozentual deutlichsten Unterschiede innerhalb der Fundstellen liegen zwischen Anteroloph - Protoloph, Vorderem Centroloph - Hinterem Centroloph und Hinterem Centroloph - Metaloph, während sie zwischen Metaloph - Posteroloph deutlich, aber weniger stark als in den vorher erwähnten Bereichen zu erkennen sind. Am indifferentesten verhält sich der Bereich Protoloph - Vorderer Centroloph.

1. Bereich: Im Vergleich zur Fundstelle Bouzigues ist in Bissingen und Wintershof-West eine Zunahme der Zusatzgrate von 0 nach 1 festzustellen, während in Schnaitheim fast wieder das niedrige Niveau von Bouzigues erreicht wird.

2. Bereich: Hier finden sich in Bissingen zwar die Zähne mit der höchsten Anzahl von Zusatzgraten, aber pauschal

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M^1 von Glirudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim

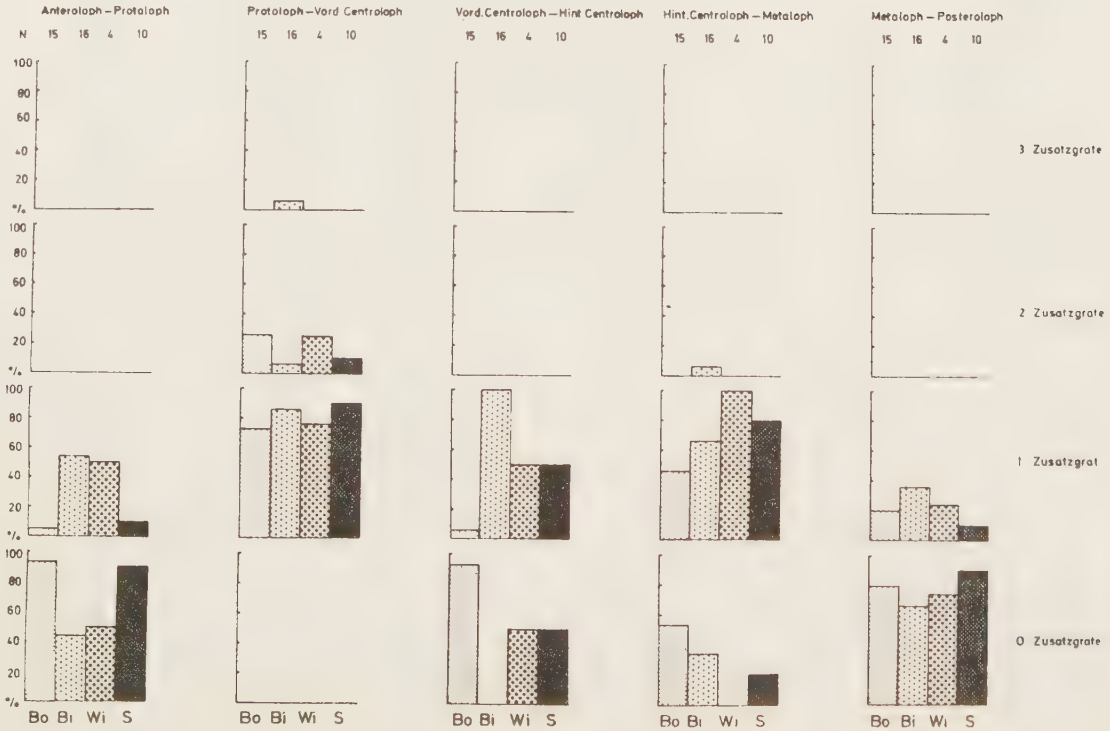


Diagramm 8

genommen haben die Zähne von Bouzigues mehr Extragrate. In Wintershof-West findet sich etwa derselbe Prozentsatz wie in Bouzigues, doch die Häufigkeit in Schnaitheim liegt unter der von Bouzigues.

3. Bereich: Auch hier ergibt sich eine fast sprunghafte Zunahme der Zusatzgrate von Bouzigues nach Bissingen und ein Rückgang in den beiden letzten Fundstellen, die jedoch beide noch deutlich über dem Niveau von Bouzigues liegen.

4. Bereich: Hier ist ebenfalls gegenüber den Exemplaren aus Bouzigues eine Zunahme von Exemplaren mit Zusatzgraten in Bissingen und Wintershof-West deutlich wahrzunehmen. Wenn auch im Vergleich zu diesen beiden Fundorten in Schnaitheim wiederum ein Rückgang zu verzeichnen ist, so liegt doch die Prozentualhäufigkeit weit über der von Bouzigues.

5. Bereich: Wie an den vorher beschriebenen Bereichen nimmt auch hier - ausgehend von Bouzigues - die Zahl der Zähne mit einem Zusatzgrat in Bissingen zu, sinkt aber in Wintershof-West und Schnaitheim kontinuierlich bis unter das Niveau von Bouzigues ab.

Zusammenfassung:

Ausgehend von der Fundstelle Bouzigues erfolgt ein Anstieg der Zusatzgrate in vier von fünf Bereichen in Bissingen und Wintershof-West und ein deutlicher Rückgang der Zusatzgrate in Schnaitheim. Von allen Fundorten besitzt Bissingen die Molaren mit der höchsten Zusatzgrathäufigkeit.

M^2 : Diagramm 9

Während in den Bereichen 1, 3, 4 und 5 nie mehr als ein Zusatzgrat auftritt, besitzt der zweite Bereich mit 1 - 3 Zusatzgraten die größten Schwankungen. Der fünfte Bereich bleibt mit einer gering-prozentualen Ausnahme in Bissingen konstant.

1. Bereich: Die prozentuale Zusatzgrathäufigkeit steigt ausgehend von Bouzigues über Bissingen und Wintershof-West kontinuierlich an und sinkt in Schnaitheim unter das Niveau von Bouzigues ab.

2. Bereich: Auch hier ist ein prozentualer Anstieg der Zusatzgrate von Bouzigues nach Bissingen festzustellen, aber schon in Wintershof-West setzt ein Rückgang ein. In Schnaitheim finden sich dieselben Verhältnisse wie in Wintershof-West.

3. Bereich: Mit einem großen Anstieg der Zusatzgrathäufigkeit von Bouzigues nach Bissingen, deren prozentualer Anteil auch in Wintershof-West anhält, aber in Schnaitheim wieder abnimmt - ohne jedoch das Niveau von Bouzigues zu erreichen - ist auch in diesem Bereich eine ähnliche Tendenz wie in den vorherigen Bereichen festzustellen.

4. Bereich: Hier ist nur ein Anstieg der Zusatzgrate von Bouzigues nach Bissingen festzustellen. Die beiden übrigen Fundpunkte entsprechen den Werten von Bissingen.

5. Bereich: Mit einer gering-prozentualen Ausnahme in Bissingen existieren nur M_2 ohne Zusatzgrat im letzten Bereich.

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M^2 von Glirudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim

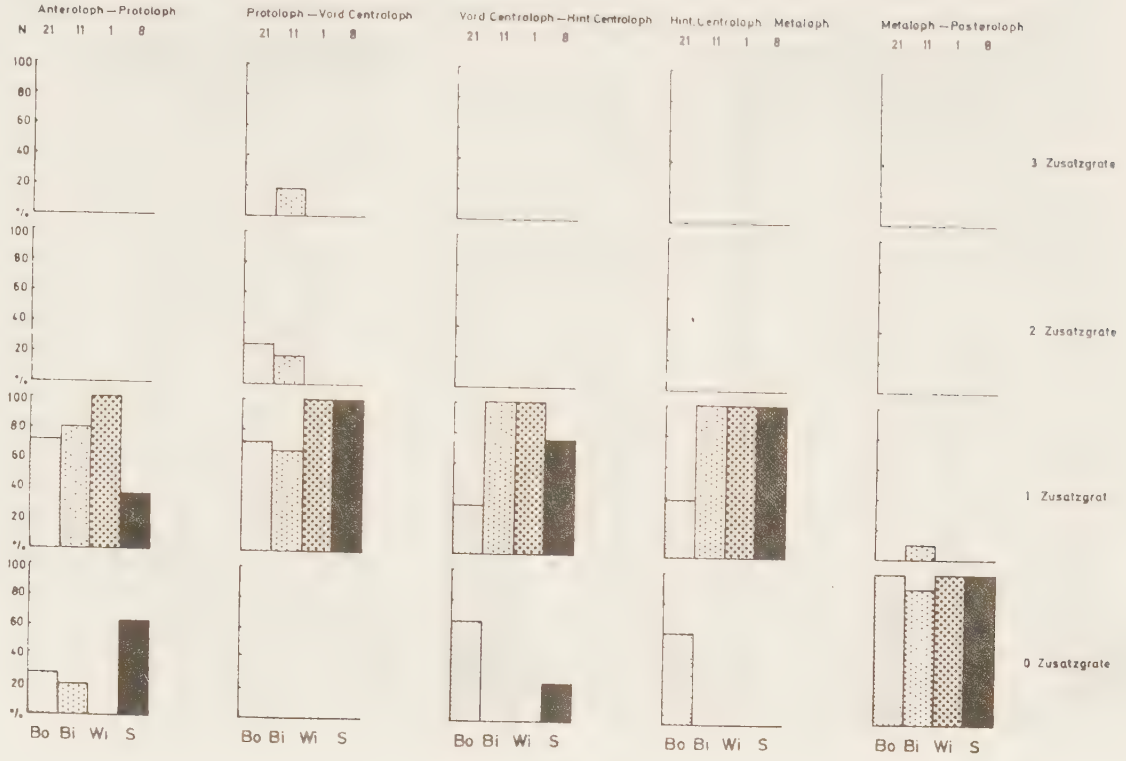


Diagramm 9

Zusammenfassung:

Ausgehend von Bouzigues erfolgt pauschal gesehen eine Zunahme der Zusatzgrate über Bissingen und Wintershof-West und eine leichte Abnahme in Schnaitheim. Diese Zunahme ist in vier von fünf Bereichen deutlich ausgebildet. In ihrer Zusatzgrathäufigkeit entsprechen sich die Fundorte Bissingen und Wintershof-West. Die Abnahme der Zusatzgrate in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim ist bedingt durch die Abnahme in den Bereichen 1 und 3 und die Konstanz der Bereiche 2, 4 und 5.

g) Unterbrechungen und Verbindungen des Labialrandes

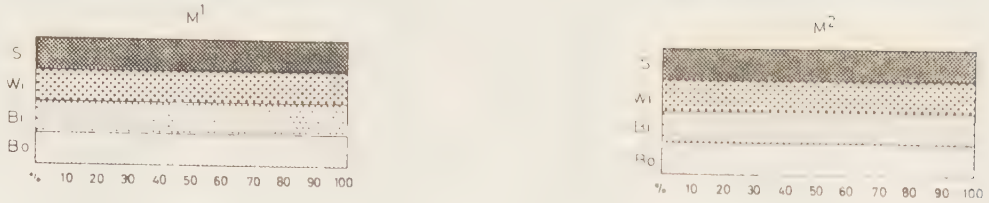
Diagramm 18

An allen vier Fundstellen fehlen M^{1-2} , die einen geschlossenen Labialrand besitzen. Unterbrechungen sind also die Regel, der Labialrand eines Molars kann bis zu viermal unterbrochen sein. Die prozentualen Anteile der x-fachen Unterbrechungen an den einzelnen Fundstellen werden miteinander verglichen.

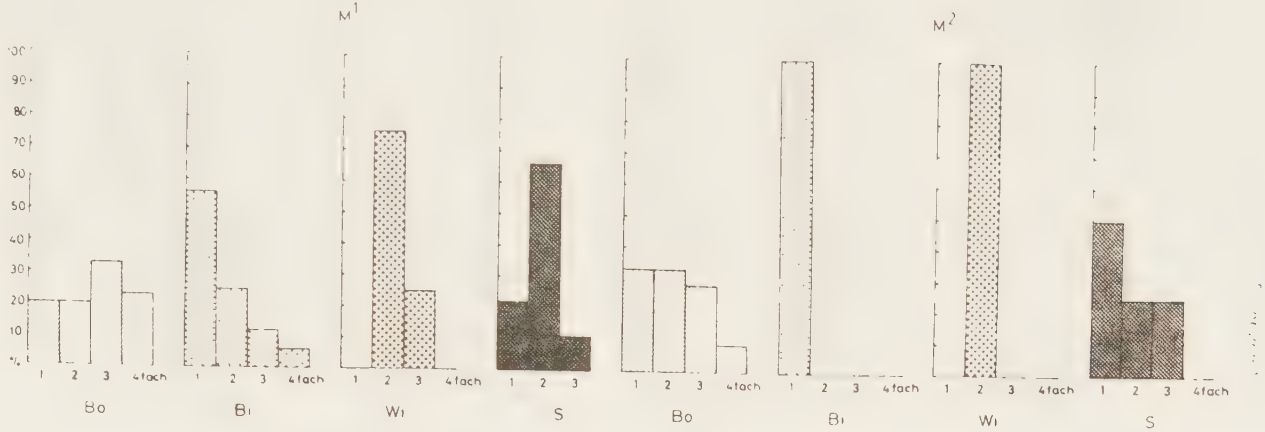
M^1 :

In der Abfolge der vier Fundstellen fehlen in Wintershof-West und Schnaitheim Molaren mit vierfacher Unterbrechung. Während in Bouzigues die Prozentzahlen einigermaßen gleichmäßig, jedoch mit einem Übergewicht auf der dreifachen Unterbrechung verteilt sind, ist in Bissingen die einfache, in Wintershof-West und Schnaitheim die zweifache Unterbrechung vorherrschend.

Prozentuale Verteilung der M^{1-2} mit unterbrochenem Labialrand von Glirudinus modestus (DEHM)
an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



Prozentuale Verteilung der ein—vierfachen Labialrandunterbrechungen an M^{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM)
an den Fundstellen Bouzigues—Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



M^2 :

Mit Ausnahme der vierfachen Unterbrechung sind die anderen Bereiche annähernd gleich häufig in Bouzigues vertreten, jedoch bildet die einfache Unterbrechung in Bissingen, die zweifache in Wintershof-West und die einfache in Schnaitheim die Regel.

Zusammenfassung:

In der Beziehung der x-fachen Unterbrechungen zur Abfolge der Fundstellen ist kein Trend zu erkennen. Mit Ausnahme des M^1 in der Fundstelle Bouzigues sind die ein- oder zweifachen Unterbrechungen vorherrschend.

h) Prozentualverteilung der von der Labialrandunterbrechung betroffenen Bereiche

Diagramm 11

Die Aufschlüsselung der ein- bis vierfachen Unterbrechungen wird hier in Beziehung zu den Graten gesetzt, nach denen diese Unterbrechung erfolgt. Insgesamt waren an acht verschiedenen Stellen (Graten) Labialrandunterbrechungen zu beobachten, die prozentual in Beziehung zu der Anzahl der Gesamtunterbrechungen ausgewertet wurden.

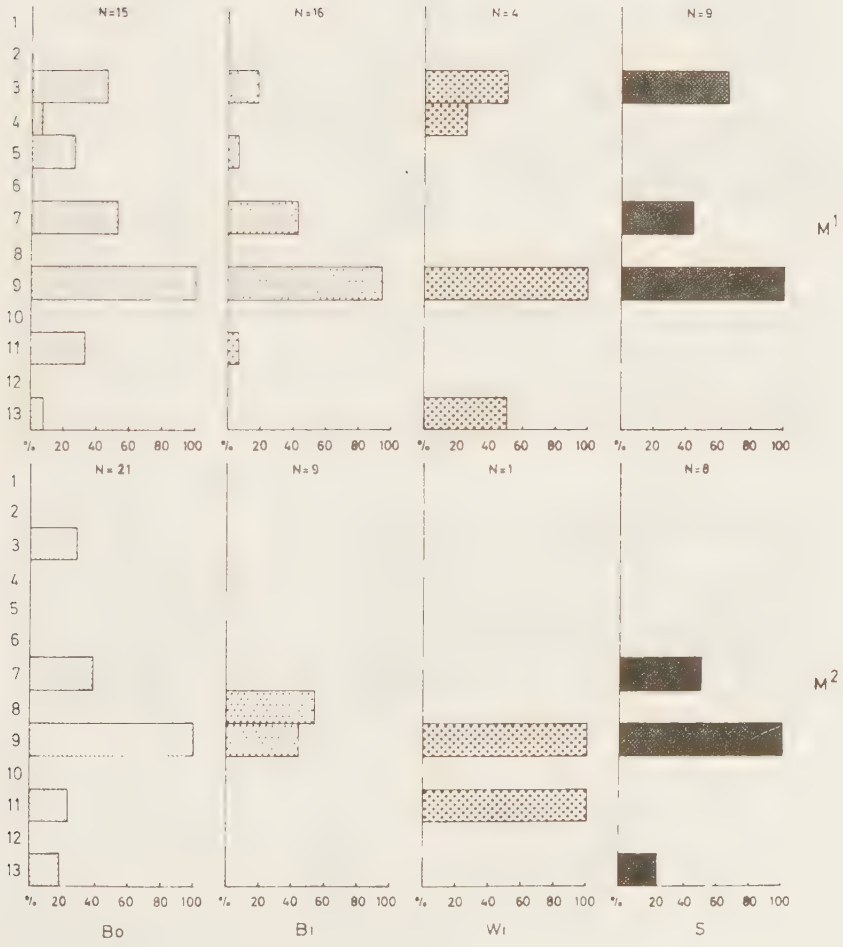
M^1 :

Die bei weitem häufigste Unterbrechung an allen Fundstellen liegt nach dem Hinteren Centroloph (Nr. 9), untergeordnet folgen dann die Stellen nach dem Protoloph (Nr. 3) und nach dem Vorderen Centroloph (Nr. 7). Ein Trend über die Fundstellen ist nur insofern festzustellen, als in Bouzigues

Diagramm 11

Prozentuale Verteilung der Labialranduntérbrechungen bezogen auf die Haupt- und Nebengrate der M^{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen

Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



noch eine große Aufsplitterung in sieben von acht möglichen Bereichen ausgeprägt ist, in Bissingen nur noch fünf Bereiche, in Wintershof-West vier und in Schnaitheim nur noch drei Bereiche von der Labialrandunterbrechung betroffen werden; dies liegt jedoch möglicherweise an der geringen Anzahl der Exemplare an den drei jüngeren Fundstellen.

M^2 :

Auch bei diesem Molar liegt die größte Streuung der Unterbrechungen an der Fundstelle Bouzigues, während in Bissingen und Wintershof-West jeweils nur zwei Stellen und in Schnaitheim drei Stellen von den Unterbrechungen betroffen sind.

Zusammenfassung:

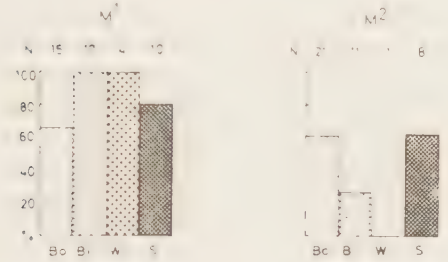
Die größte Streuung der Labialrandunterbrechungen für beide Molaren liegt an der Fundstelle Bouzigues. Nur am M^1 ist für die vier Fundstellen ein Rückgang der Unterbrechungsbereiche und eine Konzentrierung auf drei Bereiche festzustellen. Dies kann jedoch nur an der geringen Anzahl der überlieferten Exemplare der jüngeren Fundstellen liegen.

i) Gratverbindungen innerhalb des Trigons Diagramm 12

Innerhalb des Trigons der M^{1-3} können Gratverbindungen auftreten. Sie betreffen die Grate Langer Zusatzgrat (zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph), Vorderer Centroloph und Hinterer Centroloph. Verbindungen sind zwischen den beiden ersten, den beiden letzten und allen dreien möglich.

Tafel 12

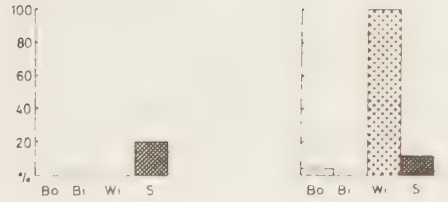
Prozentuale Verteilung der Gratverbindungen und Isolierungen innerhalb des Trigons der M^{1-2} von Gitrudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues — Bissingen — Wintershof-West — Schnaitheim



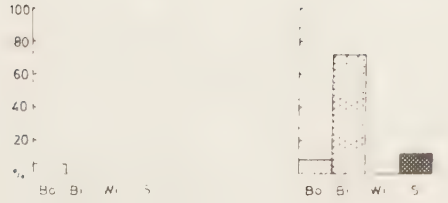
Prozentualer Anteil der isolierten Lingualenden von Langem Vorderem Zusatzgrat, Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph

Prozentualer Anteil der verbundenen Lingualenden von Langem, Vorderem Zusatzgrat, Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph

Prozentualer Anteil der Verbindung Langer, Vorderer Zusatzgrat — Vorderer Centroloph



Prozentualer Anteil der Verbindung Vorderer Centroloph — Hinterer Centroloph



Prozentualer Anteil der Verbindung Langer, Vorderer Zusatzgrat — Vorderer Centroloph — Hinterer Centroloph

M^1 :

Zunächst ist auffallend, daß nur in Bouzigues und Schnaitheim diese Verbindungen zu beobachten sind, während sie an den Exemplaren aus Bissingen und Wintershof-West fehlen. Der prozentuale Verbindungsanteil in Bouzigues verteilt sich überwiegend auf die Verbindung Langer Zusatzgrat - Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph, und in geringerem Maße auf die Verbindung aller drei Grate. In Schnaitheim ist nur eine Verbindung zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph zu beobachten.

M^2 :

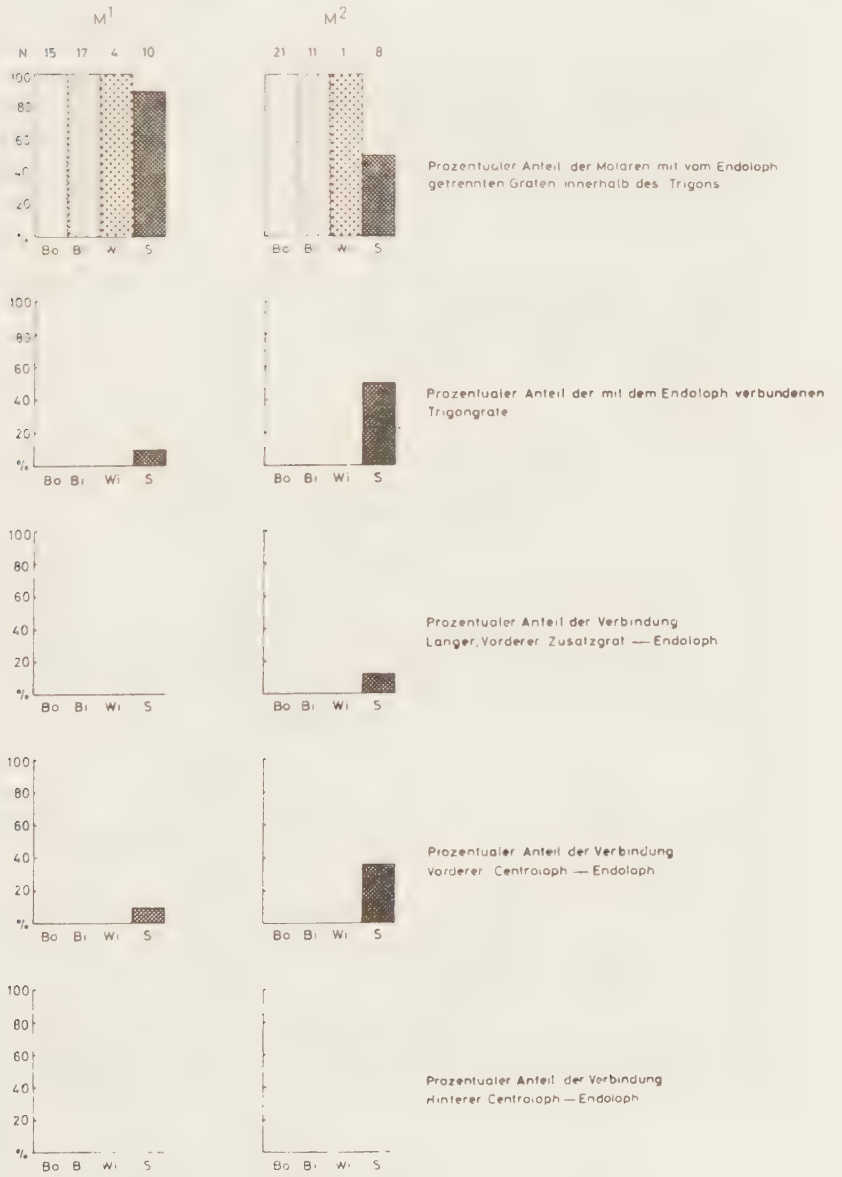
Im Gegensatz zum M^1 wurden hier an allen Fundorten Verbindungen innerhalb der Trigongrate beobachtet. In Bouzigues finden sich alle drei möglichen Verbindungen, doch überwiegt der Anteil des ersten Bereiches. In Bissingen sind nur Verbindungen des dritten Bereichs anzutreffen, während in Schnaitheim nur Verbindungen im zweiten Bereich auftreten.

Zusammenfassung:

Pauschal ergibt sich für M^{1-2} ein prozentualer Zuwachs von Gratverbindungen innerhalb des Trigons von Bouzigues nach Bissingen und Wintershof-West und ein Rückgang an der Fundstelle Schnaitheim. Die Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph ist für Wintershof-West ebenso lokalspezifisch wie die Verbindung Vorderer, langer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph für Bissingen.

Diagramm 13

Prozentuale Verteilung der Gratverbindungen innerhalb des Trigons mit dem Endoloph bzw. lingualen Bereich des Protolophs der M^{1-2} von *Glirudinus modestus* (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues – Bissingen – Wintersdorf West – Schernfeld



k) Gratverbindungen der Trigongrate mit dem Endoloph

Diagramm 13

Verbindungen von Trigongraten mit dem Endoloph fehlen in den Fundstellen Bouzigues, Bissingen, Wintershof-West, sind aber in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim vorhanden.

M^1 :

An 10 % aller Zähne ist eine Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Endoloph zu beobachten.

M^2 :

Hier ist in 12 % aller Fälle eine Verbindung zwischen Vorderem, langen Zusatzgrat und in 38 % eine Verbindung von Vorderem Centroloph mit dem Endoloph zu erkennen.

Zusammenfassung:

Im Gegensatz zu den älteren Fundorten Bouzigues, Bissingen und Wintershof-West treten erst in der jüngsten Fundstelle Schnaitheim Verbindungen von Trigongraten mit dem Endoloph auf.

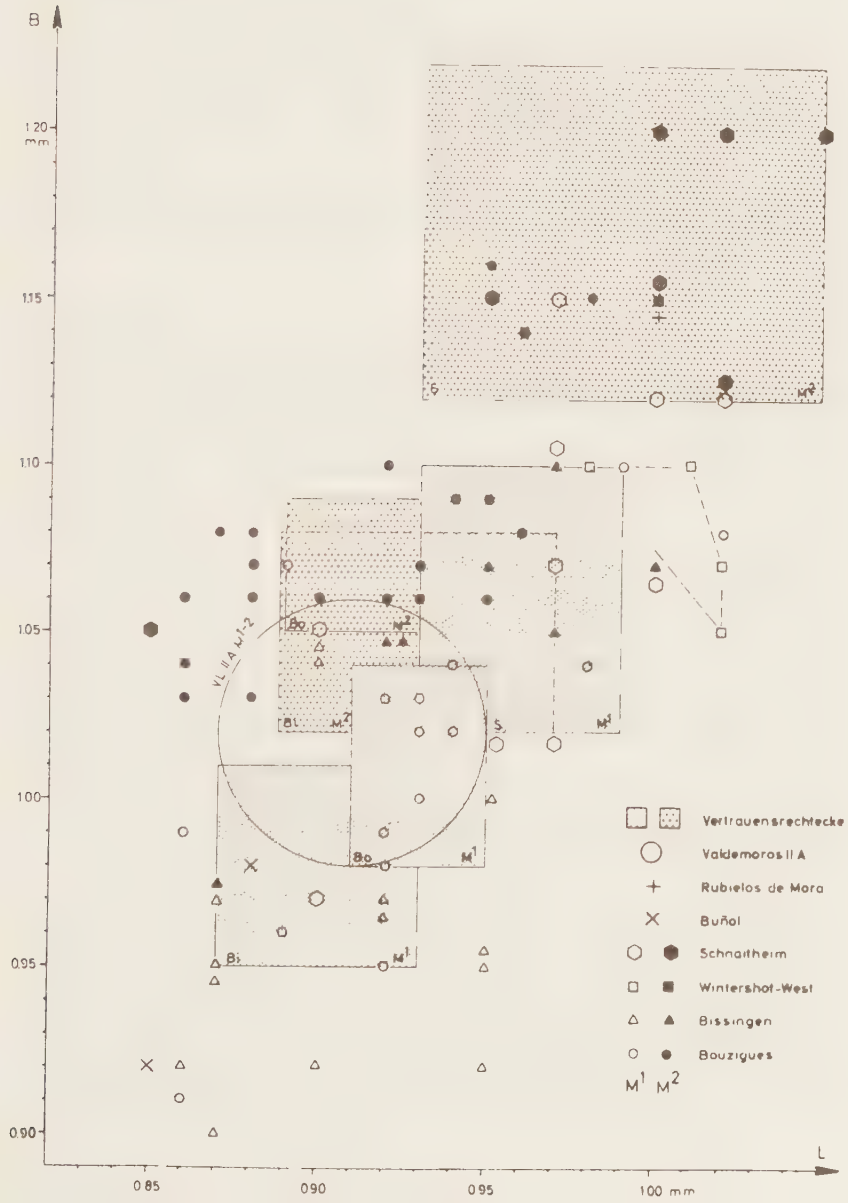
l) Größenverhältnisse

Diagramm 14

Im Diagramm der Längen-Breiten-Verhältnisse für die M^{1-2} der Art modestus werden getrennt nach M^1 und M^2 Vertrauensrechtecke erstellt.
Zunächst ist festzustellen, daß an jeder Fundstelle, an der Vertrauensrechtecke erstellt wurden, die durchschnittliche Größe der M^2 deutlich über der der M^1 liegt. Ver-

Diagramm 14

Längen–Breiten–Diagramm der M^{1-2} von Glirudinus modestus (DEHM) an den Fundstellen Bouzigues – Bissingen – Wintershof-West – Schnaitheim und Vergleichswerten von Buñol und Valdemoros II A



gleicht man nur die M^1 der vier Fundstellen miteinander, so ergibt sich ausgehend von Bouzigues eine durchschnittliche Größenabnahme in Bissingen und eine Größenzunahme in Wintershof-West und Schnaitheim. Dasselbe Bild ergibt sich für die Größenänderungen an den M^2 der vier Fundstellen, doch überlappen sich hier bereits die Vertrauensrechtecke von Bouzigues und Bissingen. Die M^2 aus Schnaitheim sind jedoch wieder deutlich größer als die der älteren Fundstellen.

Zusammenfassung:

Im Vergleich zur Durchschnittsgröße der Exemplare aus Bouzigues erfolgt in Bissingen eine Größenabnahme, in Wintershof-West und Schnaitheim eine Größenzunahme, die an dieser Fundstelle einen Höhepunkt erreicht.

Zusammenfassung der Merkmalsveränderungen an den oberen und unteren Molaren:

Von allen an den unteren Molaren beobachteten Merkmalen folgen drei einem Trend innerhalb der Fundstellenabfolge. Die prozentuale Verteilung der Exemplare hinsichtlich der Anzahl der Zusatzgrate, des geschlossenen Lingualrandes und der Labialschleifenbildung zeigen die niedrigsten Werte in Bouzigues und Schnaitheim, die Maximalwerte in Bissingen und Wintershof-West. Dazu gegensinnig verläuft die Durchschnittsgröße der Exemplare an den Fundorten. Die Merkmale "Unterbrochener Lingualrand" und die davon abgeleiteten Merkmale wie mehrfache Unterbrechungen und deren Lokalisierung sind reziprok dem geschlossenen Lingualrand bzw. ohne eindeutigen Trend.
Von allen an den oberen Molaren beobachteten Merkmalen folgt die prozentuale Verteilung der Zusatzgrate und die

Durchschnittsgröße jeweils demselben Trend wie an den unteren Molaren. Die übrigen Merkmale verhalten sich in der Fundstellenabfolge mehr oder weniger indifferent mit Ausnahme der Verbindungen der innerhalb des Trigons gelegenen Grate mit dem Endoloph bzw. dem Lingualbereich des Protolophs.

Versuch einer Deutung der aufgezeigten Merkmalsveränderungen

Für den Versuch einer Deutung der aufgezeigten Merkmalsveränderungen ist zunächst folgendes zu bedenken: Nicht alle Merkmalsveränderungen sind funktionsmorphologisch zu erklären. Bei einer Auswahl der vorhandenen Merkmalsänderungen wird denen mit eindeutigem Trend der Vorzug gegeben. Ein oder mehrere Merkmale, bzw. die Koppelung mehrerer Merkmale, die auf den ersten Blick zunächst gegensätzlich erscheinen, ergeben in funktionsmorphologischer Sicht denselben Effekt.

Im vorliegenden Falle werden die Veränderungen von Labialschleifenbildung, geschlossenem Lingualrand, Anteil der Zusatzgrate und durchschnittlicher Größe in zeitlicher Abfolge der Fundstellen zueinander in Beziehung gesetzt und zu werten versucht.

Ausgehend von der recht einfach und klar gebauten Form in Bouzigues bedeutet ein verstärkter Einbau von Zusatzgraten, Labialschleifenbildung und geschlossenem Lingualrand funktionsmorphologisch dasselbe, nämlich eine zusätzliche Stabilisierung und eine relative Zunahme der Kaufläche, durch die eine noch bessere Nahrungsaufbereitung möglich wird. Dies ist umso wichtiger, da für die Glirudinus-Arten als Bewohner der Karsthochflächen das Nahrungsangebot

nicht überragend war und aus trockenen und harten Früchten bestand. Der prozentuale Anstieg der Zahnmusteränderungen und die Größenabnahme in Bissingen wird also als Reaktion auf verschlechterte Lebensbedingungen gedeutet. Denn ein Größenrückgang der Zähne kann in diesem Falle nur durch eine relative Vergrößerung der Kaufläche, d. h. durch den zusätzlichen Anbau von Zusatzgraten, Schleifen- und Labialrandbildung wettgemacht werden. Diese Annahme wird durch das erstmalige Auftreten von Glirudinus gracilis (DEHM) in Bissingen unterstützt, der genau diese zahnmorphologischen Bedingungen erfüllt. Das gleichzeitige Vorkommen zweier so ähnlich gebauter Formen setzt einen - wenn nicht gleichen, so doch ähnlichen - relativ großen Lebensraum voraus. Die Zunahme der Durchschnittsgröße von Glirudinus modestus (DEHM) in Schnaitheim, verbunden mit einem Rückgang der Schleifen-, Labialrand- und Zusatzgratbildung, kann mit einer klimatischen Veränderung gedeutet werden, da die Gliridenfauna im Vergleich zu den übrigen Spaltenfüllungen unterschiedlich ist und zum ersten Male typische Molasseformen, z. B. Pseudodryomys, auftreten.

Vorläufer der Art Glirudinus modestus (DEHM):

Nach HUGUENEY 1969 (S. 199, Tab. 116) soll die miozäne Art Glirudinus modestus in dem Zeitraum Chattien - Aquitanien moyen aus der oligozänen Form Glirudinus praemurinus hervorgegangen sein. DE BONIS, 1973, vertritt die Auffassung, daß neben der Entwicklungsreihe Glirudinus praemurinus - Glirudinus modestus noch eine zweite Entwicklungsreihe Glirudinus glirulus - Heteromyoxus existiert.

Nach meiner Ansicht sind jedoch die zahnmorphologischen Unterschiede zwischen Glirudinus praemurinus und Glirudinus modestus zu gravierend, um zwischen den beiden Formen eine direkte Beziehung herzustellen: Glirudinus praemurinus be-

sitzt eine betont konkave Kaufläche, die Grate der unteren Molaren sind gleichmäßig nach vorne gekrümmt, die der oberen Molaren fast regelmäßig gebaut und mit einem Endoloph ausgestattet. Glirudinus modestus dagegen erinnert mit der nur schwach konkaven Kaufläche, dem rechteckig-gerundeten Umriß der unteren Molaren und den zur Zahnlängsachse schiefen Graten an Glirudinus glirulus (DEHM). Alle bisher bekannten Exemplare von Glirudinus glirulus waren deutlich größer als die von modestus, eine Tatsache, die sicher gegen phylogenetische Überlegungen zur Verbindung beider Formen sprach.

Bei der Durchsicht des Spaltenfüllungsmaterials von Gunzenheim und Treuchtlingen 1 fand sich je ein M_1 eines Gliriden mit schwach konkaver Kaufläche, schief gestellten Graten und einem isolierten Centrolophid. Beide Zähne sind aufgrund ihrer Zahnmorphologie eindeutig Glirudinus glirulus zuzuordnen, sind aber deutlich kleiner als alle bisher bekannten Exemplare. Leider sind obere Molaren, die zu diesen M_1 passen könnten, nicht überliefert. Doch ist für diese unteren Molaren mit einer schwach konkaven Kaufläche sowie je einem Zusatzgrat in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes bis auf das in der Zahnmitte stehende Centrolophid die einfache Form des Glirudinus modestus in der Fundstelle Bouzigues erfüllt. Letzteres Merkmal scheint aber nicht artspezifisch zu sein, da sowohl bei Vertretern von Glirudinus glirulus Exemplare mit einem dem Lingualrand angeschlossenen Centrolophid vorhanden sind, als auch aus Bouzigues Zähne von modestus mit isoliertem Centrolophid vorliegen. Es ist durchaus möglich, daß neben der bisher bekannten großen Form von Glirudinus glirulus eine zweite kleinere Form existierte, die zur Ausgangsform für Glirudinus modestus wurde.

Vergleich der Ergebnisse mit modestus-Exemplaren aus anderen Fundorten

Spanien:

Bunol:
Die Zeichnungen und Beschreibungen von DAAMS, 1976 ermöglichen einen ausgezeichneten Vergleich mit den bearbeiteten Fundstellen. Ein Größenvergleich der Exemplare aus Bunol mit den Spaltenfüllungen Wütherich, Wintershof-West und Schnaitheim für die beiden ersten Molaren des Ober- und Unterkiefers ergibt, daß die spanischen Exemplare noch deutlich unterhalb der Zähne aus Schnaitheim rangieren. Bezüglich der Anzahl der Zusatzgrate an den unteren Molaren tritt die entsprechende Anzahl erst ab der Fundstelle Bissingen auf. Zwei Merkmale an den oberen Molaren - ein durchgehender Endoloph und eine direkte Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Endoloph - sind ab bzw. erst ab Schnaitheim zu beobachten. Verbindungen dieser Art sind, wie es sich an der Art undosus erwiesen hat, fortschrittliche Merkmale. Sie erlauben es, die Fundstelle Bunol zwischen den Fundpunkten Wintershof-West und Schnaitheim einzuordnen. Dieses Ergebnis ist im Einklang mit der vermuteten, relativen Alterseinstellung von Bunol - jünger als Wintershof-West - durch DAAMS & FREUDENTHAL, 1974, DAAMS, 1976.

Rubielos de Mora:
Bei dem von DE BRUIJN & MOLTZER, 1974, abgebildeten oberen Molaren handelt es sich wegen des rechteckigen Umrisses zweifellos um einen M^2 von Glirudinus modestus (DEHM). An Größe kommt er den zweiten oberen Molaren der Fundstelle Schnaitheim gleich, die extremen Längen von Vorderem langen Zusatzgrat, Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph, welche dem Endoloph angenähert sind, lassen ebenfalls eine

weitaus größere Ähnlichkeit mit der Zahnmorphologie von Schnaitheim erkennen als mit der von Wintershof-West. Bezüglich der Altersstellung halte ich deshalb die Fauna von Rubielos de Mora für jünger als Wintershof-West.

Villafeliche II A:

Sowohl an den unteren wie an den oberen Molaren entsprechen die Größenverhältnisse denen von Bouzigues, Wütherich und Wintershof-West. Es ist nach der genauen Beschreibung DE BRUIJN's anzunehmen, daß Labialrandverbindungen nicht unbemerkt geblieben wären. Ihr Fehlen und die Tatsache, daß unter den acht ersten unteren Molaren jeweils nur ein Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid vorhanden ist, deutet auf eine Altersstellung hin, die etwa zwischen den Fundstellen Bouzigues und Bissingen liegen sollte, jedoch näher an Bouzigues. Leider läßt die Beschreibung der oberen Molaren wegen ihrer Generalisierung keine entsprechende Aussage zu.

Frankreich:

Bouzigues:

Das durch THALER, 1966 und AGUILAR, 1974 bearbeitete Material sowie das mir vorliegende Vergleichsmaterial ist, was die Einzelheiten der Zahnmorphologie und die Größe betrifft, übereinstimmend. Eine spezielle Abtrennung des Materials als eigene Art Glirudinus bouziguensis erweist sich jedoch wegen der Ähnlichkeit mit den Exemplaren aus Bissingen als nicht gerechtfertigt. Die Übergänge sind fließend. Nach den Ergebnissen dieser Arbeit wäre die Abtrennung der Exemplare als neue Art rein willkürlich zu betrachten, da sie im Vergleich mit den übrigen Fundstellen zwar altertümlichere Merkmale aufweist, aber die Zähne aus Bouzigues nur als ein Entwicklungsstadium der modestus-Reihe anzusehen sind.

Laugnac:

Das durch DE BONIS 1973 bearbeitete Material von Glirudinus cf. modestus (DEHM) ist zu gering, um eine begründete Aussage zu machen. Die wenigen Stücke unterscheiden sich nicht von den Exemplaren aus Bouzigues.

2.1.6.2 Glirudinus gracilis (DEHM, 1950)

(Taf. VII, Fig. 1 - 16)

1950 Glirulus modestus n. sp. -DEHM, S. 398, Abb. 112

1950 Glirulus gracilis n. sp. -DEHM, S. 394, Abb. 90, 92, 95, 96, 97, 98, S. 395, Abb. 100, 101, 102, 103

Non 1950 Glirulus gracilis n. sp. -DEHM, S. 394, Abb. 91, 93, 94, 99

1957 Glirulus gracilis DEHM.-SCHALK, S. 101, Abb. 72, 74, 75, 76

Non 1957 Glirulus gracilis DEHM.-SCHALK, S. 101, Abb. 73, Taf. III, Fig. 22

Non 1972 Glirudinus cf. gracilis (DEHM, 1950).-ENGESSER, Abb. 78, Fig. 1; Abb. 79, Fig. 1, 2; Abb. 80, Fig. 1, 2

Non 1976 Glirudinus gracilis (DEHM).-DAAMS, Pl. IV, Fig. 1 - 8

Material: Bissingen 1954 XII siehe Anhang

Wintershof-West 1937 II siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: Unterkiefer mit P_4 - M_3; Wintershof-West 1937, II 10794

Originaldiagnose der Art gracilis (DEHM, 1937, S. 391):

Glirulus, ähnlich Gl. elegans (TEMMINCK), aber kleiner, p molariform mit sieben Schmelzleisten, M_{1-3} mit zahlreichen Schmelzleisten, wobei das vordere Zwischenfeld drei enthält.

Neufassung der Diagnose von Glirudinus gracilis (DEHM):

Großer Vertreter der Gattung Glirudinus mit schwach konkaver Kaufläche. Haupt- und Nebengrate schließen mit Ausnahme des ersten und letzten Grates an den unteren Molaren mit der Zahnlängsachse einen Winkel von 60° ein. Am M_2 immer drei Zusatzgrate zwischen Anterolophid und Metalophid und Labialrandverbindung hinterster, langer Zusatzgrat - Posterolophid. An M_{1-2} zu beiden Seiten des Centrolophides in der Regel je ein Zusatzgrat. An den M^{1-2} ein Mittelgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph.

Beschreibung:

Auf eine erneute Beschreibung der einzelnen Zähne darf verzichtet werden, da von DEHM, 1937, und SCHALK, 1957, ausreichende Beschreibungen vorliegen.

Merkmale der P_4 von Glirudinus gracilis (DEHM) und Gl. undosus n. sp. Tab. 3

		Länge			Breite			Centrolophid		Lingualrand		Zusatzgrate		
Fundstellen	N	min.	D.	max.	min.	D.	max.	isoliert	verbunden	unterbrochen	geschlossen	vorne	Mitte	hinten
Erkertshofen	16	0,62	0,75	0,82	0,66	0,76	0,90	15 x	1 x	12 x	4 x	16 x	6 x	16 x
Wintershof-West	2	0,70	0,75	0,80	0,75	0,81	0,87	0 x	2 x	2 x	0 x	2 x	0 x	2 x
Bissingen	34	0,67	0,73	0,82	0,67	0,71	0,85	N = 32 22 x	10 x	N = 32 25 x	7 x	N = 32 32 x	6 x	32 x

Merkmale der P^4 von Glirudinus gracilis (DEHM) und undosus n. sp.

		Länge			Breite			Zusatzgrate und Grate innerhalb des Trigons					außerhalb
								außerhalb				Hint.	
Fundstellen	N	min.	D.	max.	min.	D.	max.	Anterol.-Protoloph	Protol.-Vord.	Centrol.	Vord. Centrol.	Hint. Centr.	Centrol. Metal.	Metaloph-Posterol.
Erkertshofen	14	0,72	0,74	0,80	0,87	0,94	1,00	1 x	7 x	14 x	10 x	1 x	10 x	
Wintershof-West	2	0,81	0,81	0,81	0,93	0,94	0,95	0 x	2 x	2 x	2 x	0 x	0 x	
Bissingen	14	0,65	0,70	0,87	0,77	0,86	0,92	0 x	8 x	14 x	14 x	2 x	0 x	

Merkmale der M_3 von Glirudinus gracilis (DEHM) und Gl. undosus n. sp. Tab. 4

Fundstellen	[illegible]	Länge min.	D.	max.	Breite min.	D.	max.	Zusatzgrate [illegible]						CER1				CER		[illegible]				Schleifen vorne	Mitt.	hinten
								[illegible]	[illegible]	1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	2	1	0				
Erkertshofen	[illegible]	[illegible]	1,[illegible]	[illegible]	[illegible]	1,[illegible]	[illegible]	1[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0x	1[illegible]	1x	0x	0x	11x	0x	0x	3x	3x	5x	0x	12x	[illegible]	[illegible]
Wintershof-West		[illegible]	[illegible]	[illegible]	1,[illegible]	1,[illegible]1	1,[illegible]	2[illegible]	[illegible]	0x	[illegible]	1x	[illegible]	2x	0x	0x	0x	1x	0x	0x	0x	2x	0x	2x	0x	2x
Bissingen	6	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0,89	0,94	0,99	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	1[illegible]	[illegible]	1x	[illegible]	[illegible]	0x	1x	0x	1[illegible]	[illegible]	3x	3x	5x	0x	4x

Merkmale der M^3 von Glirudinus gracilis (DEHM) und Gl. **undosus** n. sp.

Fundstellen	N.	min.	D.	max.	min.	D.	max.	ER	PER	M	PER	ER
Erkertshofen	12	[illegible],75	[illegible],85	0,[illegible]	1,[illegible]	1,2[illegible]	1,37	12 x 1	10 x 3 1 x 2 1 x 1	12 x 1	1 x 2 11 x 1	5 x 1
Wintershof-West	0											
Bissingen	6	[illegible],87	[illegible],93	0,99	1,0[illegible]	1,13	1,20	5 x 1	6 x 3	6 x 1	1 x 2 4 x 1	2 x 1

Merkmalsänderungen an Glirudinus gracilis (DEHM) in der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Bissingen - Wintershof-West

Untere Molaren:

a) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 15

Für die Beurteilung der neben den Hauptgraten auftretenden Zusatzgrate wurden dieselben Unterbereiche und dieselbe Klasseneinteilung wie bei Glirudinus modestus verwendet. Es wird wiederum zwischen M_1 und M_2 unterschieden.

M_1 :

Aus dem Diagramm 15 ist in allen drei Bereichen ein Anstieg der Zusatzgrate von Bissingen nach Wintershof-West zu beobachten. Am deutlichsten vollzieht sich diese Zunahme im Mittel- und Hinterbereich. Während in Bissingen noch ein geringer Prozentsatz von 14 % der vorhandenen Zähne zwei Zusatzgrate im Vorderbereich aufweist, sind in Wintershof-West immer drei Zusatzgrate vorhanden.

M_2 :

Hier ist nur im Mittel- und Hinterbreich eine starke Zunahme der Zusatzgrate zu beobachten. An beiden Fundstellen sind im Vorderbereich immer drei Zusatzgrate vorhanden.

Zusammenfassung:

Pauschal ergibt sich eine prozentuale Zusatzgratsteigerung von Wütherich nach Wintershof-West. Sie ist besonders deutlich im Mittel- und Hinterbereich ausgeprägt. Es zeigt sich, daß die jeweils an einer Fundstelle auftretenden Maxima der Einzelbereiche (Vorderbereich drei, Mittelbereich 0, Hinter-

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M_{1-2} von Giraffinus gracilis (DEHM) und Giraffinus undosus n. sp. an den Fundstellen Bissingen — Wintershof-West und Erkertshofen

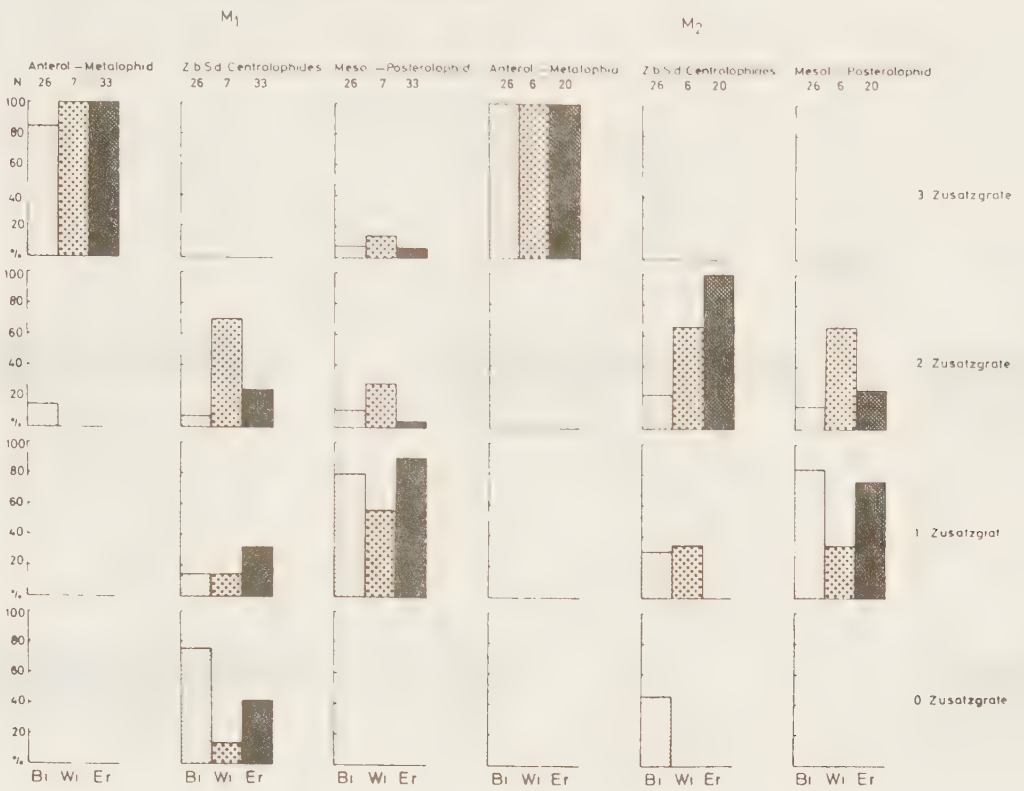


Diagramm 15

bereich ein Zusatzgrat) dies der am häufigsten vorhandene Zahntyp ist, während in Wintershof-West unter den M_1 der häufigst auftretende Zahntyp drei Zusatzgrate im Vorderbereich, zwei im Mittelbereich und einen Zusatzgrat im Hinterbreich zeigt.

b) Verbindungen des Labialrandes Diagramm 16

Auch hier treten dieselben Gratverbindungen des Labialrandes auf, die an Glirudinus modestus beobachtet wurden.

M_1 :

In allen drei beobachteten Bereichen nimmt die prozentuale Labialschleifenhäufigkeit von Bissingen nach Wintershof-West ab, am deutlichsten ist dies für den Vorderbereich zu beobachten.

M_2 :

Der Bereich "Hinterer, langer Zusatzgrat - Posterolophid" zeigt sowohl in Bissingen als auch in Wintershof-West eine Schleifenhäufigkeit von 100 %. Die prozentuale Häufigkeit im Mittelbereich ist sehr gering, in Bissingen unter 5 %, in Wintershof-West nie vorhanden. Im ersten Bereich sind in Wintershof-West deutlich mehr Labialschleifen vorhanden.

Zusammenfassung:

Die Labialschleifenbildung im letzten Bereich am M_2 eignet sich als Artmerkmal und dient zur Abgrenzung der Arten modestus - gracilis. Die allgemeine Abnahme der Labialschleifenhäufigkeit an den M_1 und die unterschiedliche Ausbildung im Vorder- und Mittelbereich kann auf die geringe Anzahl der Individuen in Wintershof-West zurückzuführen sein.

Prozentuale Verteilung der Labialschleifenbildung an M_{1-2} von Girudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen – Wintershof-West und Girudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen

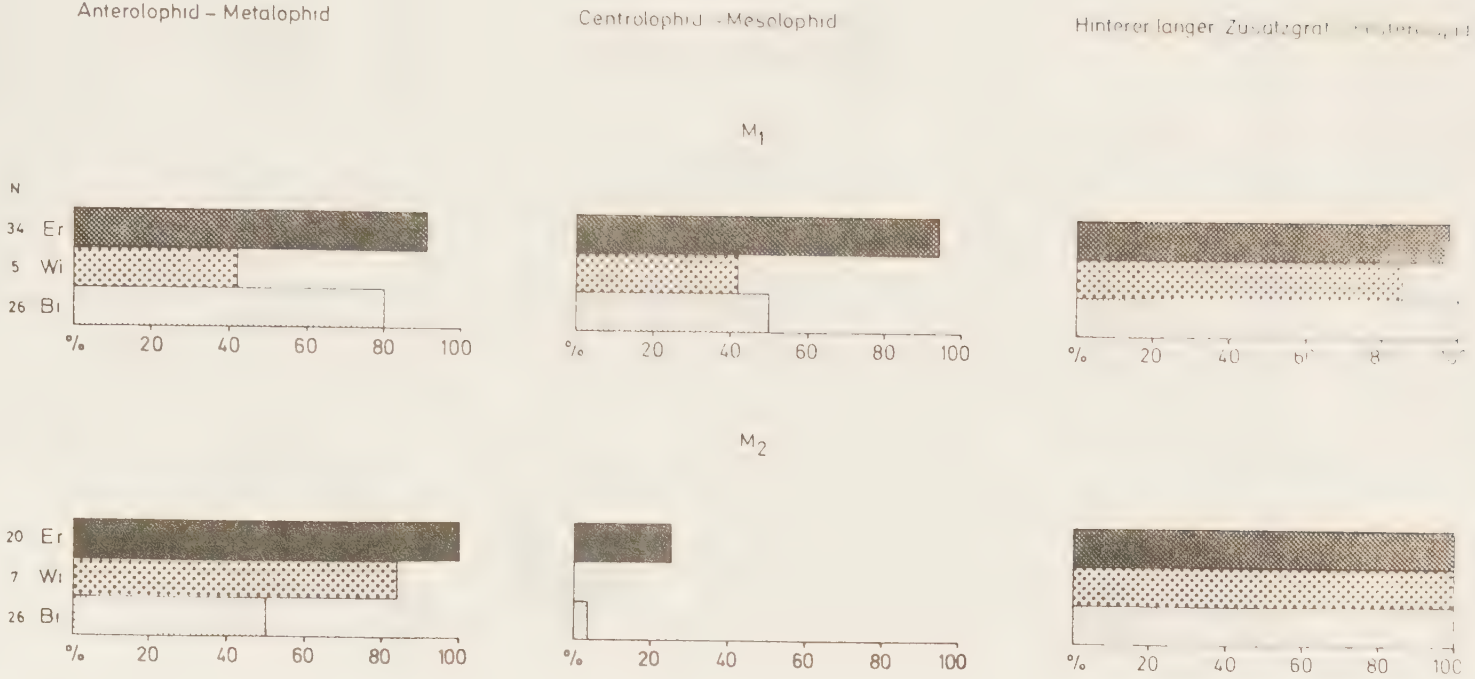


Diagramm 16

c) Unterbrechungen und Verbindungen des Lingualrandes

Diagramm 17

Allgemein sind an beiden Fundstellen Zähne mit unterbrochenem Lingualrand in der Überzahl.

M_1 :

Der prozentuale Anteil der Exemplare mit durchgehendem Lingualrand nimmt von Bissingen nach Wintershof-West ab.

M_2 :

Der Anteil an Exemplaren mit durchgehendem Lingualrand ist in beiden Fundstellen gleich.
Die Anzahl der Lingualrandunterbrechungen an Glirudinus gracilis reicht von der einfachen bis zur zweifachen Unterbrechung.

M_1 :

An beiden Fundstellen überwiegt der prozentuale Anteil der einfachen Unterbrechung, in Wintershof-West jedoch nicht so deutlich wie in Bissingen.

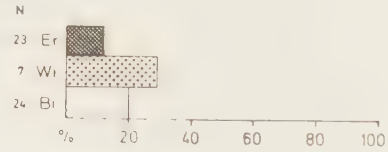
M_2 :

Hier ergibt sich das gleiche Bild, doch fehlen in Wintershof-West Molaren mit einer zweifachen Lingualrandunterbrechung.

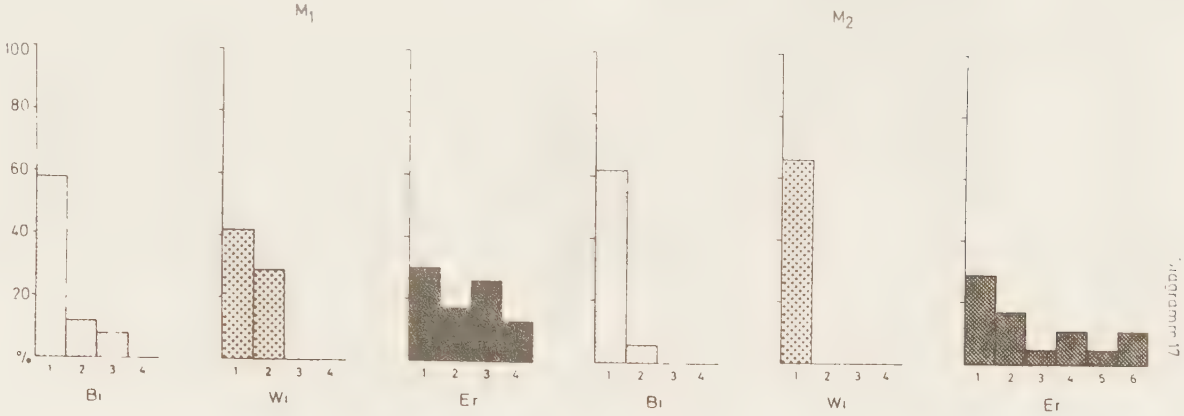
Zusammenfassung:

An beiden Fundstellen überwiegt der prozentuale Anteil der Zähne mit unterbrochenem Lingualrand und der einfachen Unterbrechung.

Prozentuale Verteilung der M_{1-2} mit geschlossenem Lingualrand von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen



Prozentuale Verteilung der ein- bis sechsfachen Unterbrechungen des Lingualrandes an M_{1-2} von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen



d) Prozentualverteilung der von den Unterbrechungen des Lingualrandes betroffenen Bereiche

Diagramm 18

Der prozentuale Anteil der Unterbrechungen an den Fundstellen Bissingen und Wintershof-West verteilt sich auf insgesamt fünf Bereiche, nämlich vor den Graten 5, 6, 7, 8 und 9.

M_1 :

Die Anzahl der betroffenen Grate nimmt von Bissingen nach Wintershof-West um einen Grat ab. Die prozentual häufigste Unterbrechung ist unterschiedlich verteilt. Sie liegt in Bissingen nach dem Centrolophid, in Wintershof-West vor dem Mesolophid.

M_2 :

Die Anzahl der betroffenen Grate nimmt von Bissingen nach Wintershof-West von drei auf zwei Grate ab. Die Unterbrechungsschwerpunkte liegen an denselben Stellen wie am M_1 .

Zusammenfassung:

Im Vergleich zu den Exemplaren von Glirudinus modestus aus Bissingen liegt der Schwerpunkt der Unterbrechungen direkt hinter dem Centrolophid (Nr. 8), im Gegensatz zu Wintershof-West (Nr. 9). Die Abnahme der Unterbrechungsbereiche in Wintershof-West mag mit der geringen Anzahl der überlieferten Exemplare zusammenhängen.

Prozentuale Verteilung der Unterbrechungen des Lingualrandes der M_{1-2} von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n sp aus Erkertshofen

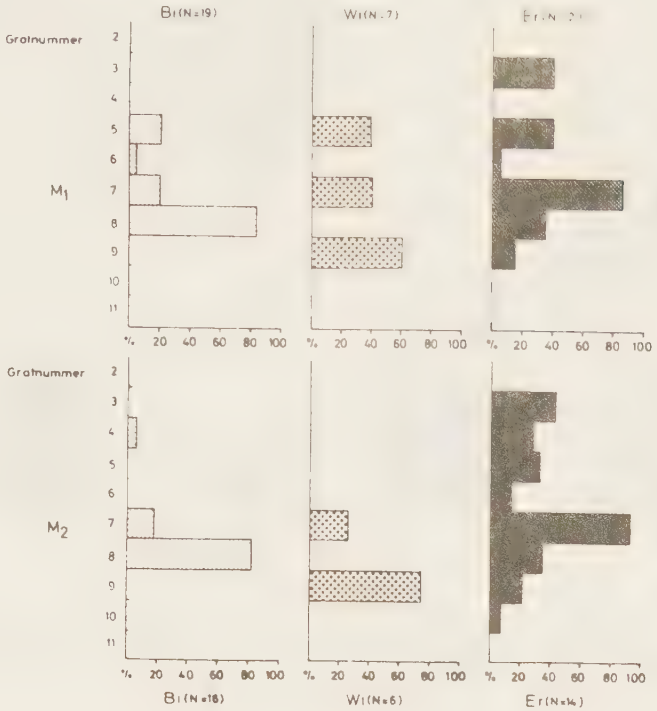
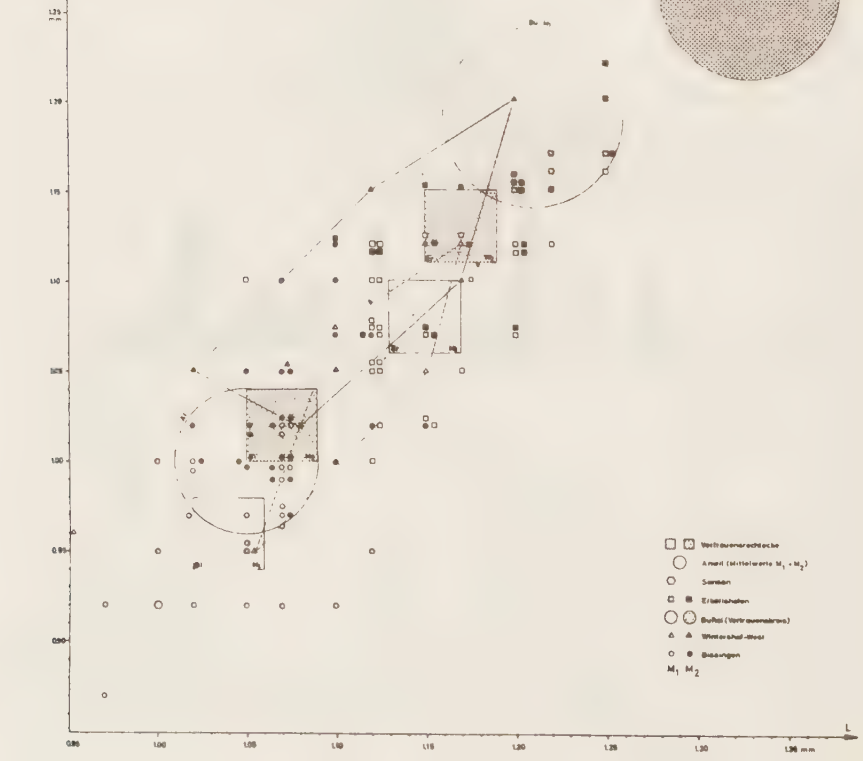


Diagramm 18

Diagramm 10

B Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen mit Vergleichswerten aus Anwil, Buñol und Sansan



Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M^{1-2} von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen und Glirudinus undosus n sp aus Erkertshofen

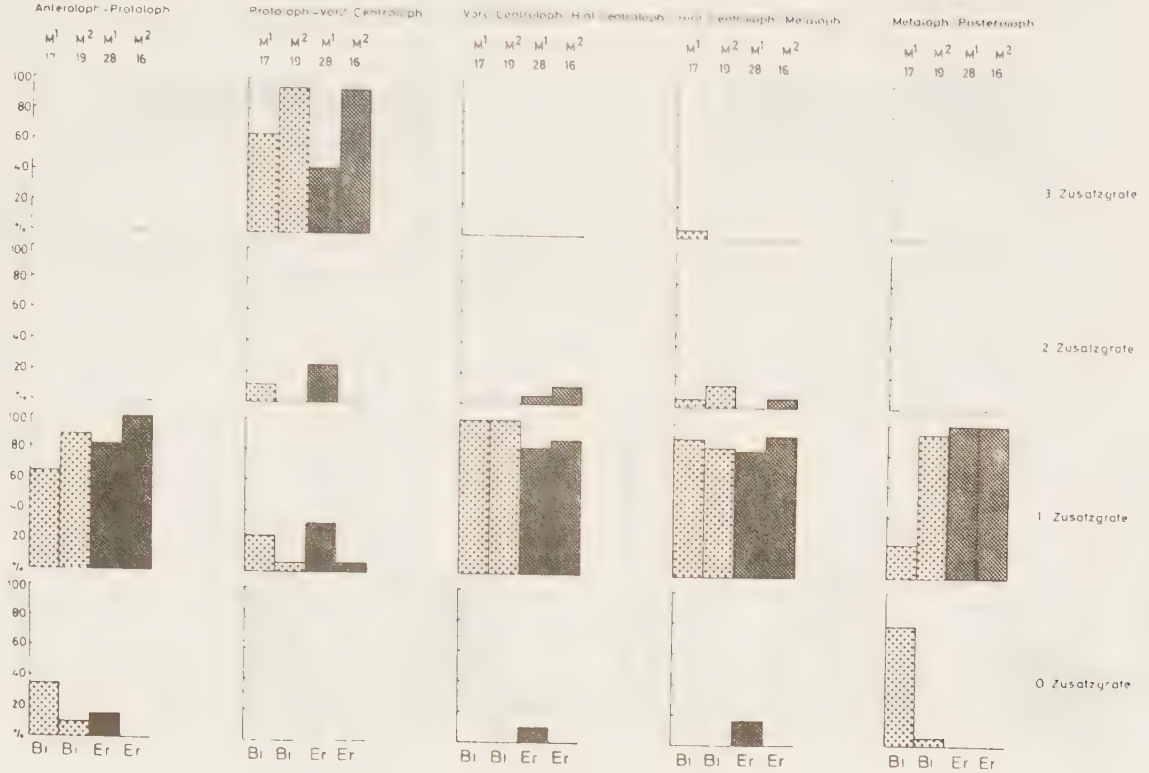


Diagramm 20

e) Größenverhältnisse Diagramm 19

In den Fundstellen Bissingen und Wintershof-West zeigt sich bezüglich der Größe der einzelnen Exemplare eine gewaltige Streuung. Aus den Vertrauensrechtecken - getrennt nach M_1 und M_2 - ergibt sich, daß die M_2 im Durchschnitt größer sind als die M_1. Bei einer ebenso großen Streuung der Einzelwerte in Wintershof-West liegt aber die Durchschnittsgröße der beiden unteren Molaren deutlich über der aus Bissingen.

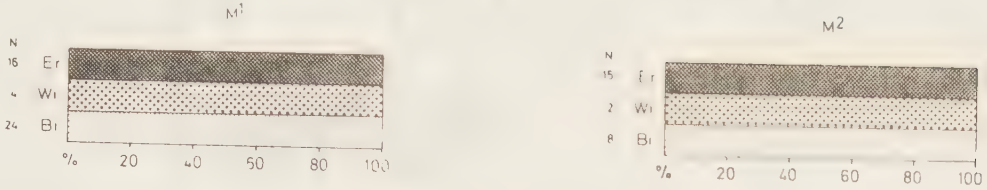
Obere Molaren:

Bei Berücksichtigung der Merkmalsverteilung an den oberen Molaren muß darauf hingewiesen werden, daß die Belegdichte in Wintershof-West sehr gering ist und die Aussagen dementsprechend zu werten sind.

f) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 20

Von den insgesamt fünf Bereichen, in den Zusatzgrate auftreten können, sind in Bissingen mit Ausnahme des Bereichs zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph durchschnittlich an den M^2 mehr Zusatzgrate vorhanden als an den M^1. An den insgesamt nur sechs M^{1-2} aus Wintershof-West sind bezüglich der Zusatzgrate keine Besonderheiten festzustellen.

Prozentuale Verteilung der M^{1-2} mit unterbrochenem Labialrand von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen



Prozentuale Verteilung der ein—funffachen Unterbrechungen des Labialrandes an M^{1-2} von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen

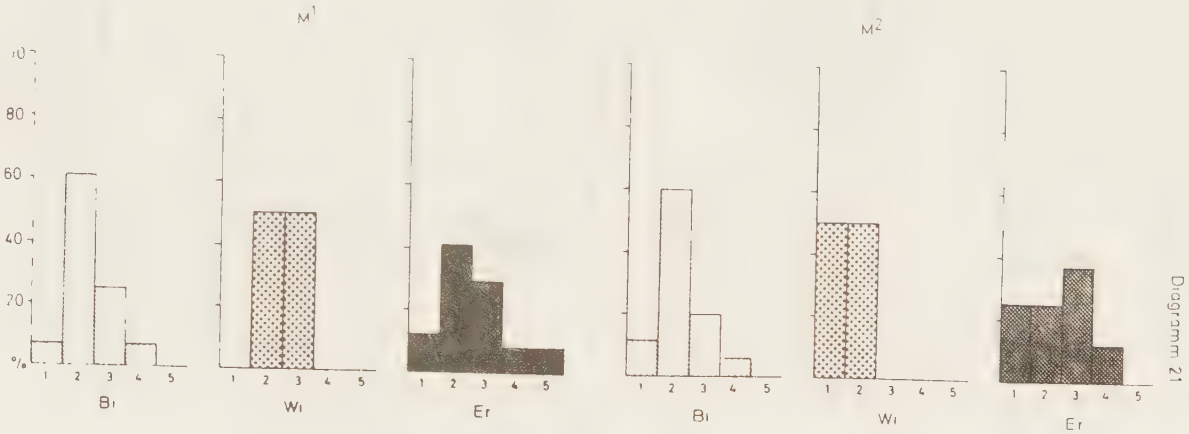


Diagramm 21

g) Unterbrechungen und Verbindungen des Labialrandes

Diagramm 21

Weder in Bissingen noch in Wintershof-West existieren M^{1-2} mit geschlossenem Labialrand. Unterbrechungen sind also die Regel.

M^1 :

In beiden Fundstellen sind zwei- und dreifache Unterbrechungen vorherrschend, die geringe Streuung der x-fachen Unterbrechungen in Wintershof-West ist vermutlich in der geringen Belegdichte verankert.

M^2 :

Bezüglich der Prozentualverteilung der x-fachen Unterbrechungen ergibt sich in Bissingen eine ähnliche Abstufung wie am M^1 . In Wintershof-West ist die geringe Streuung der x-fachen Unterbrechungen und die hohe Anzahl der einfachen Unterbrechungen auf die geringe Belegdichte zurückzuführen.

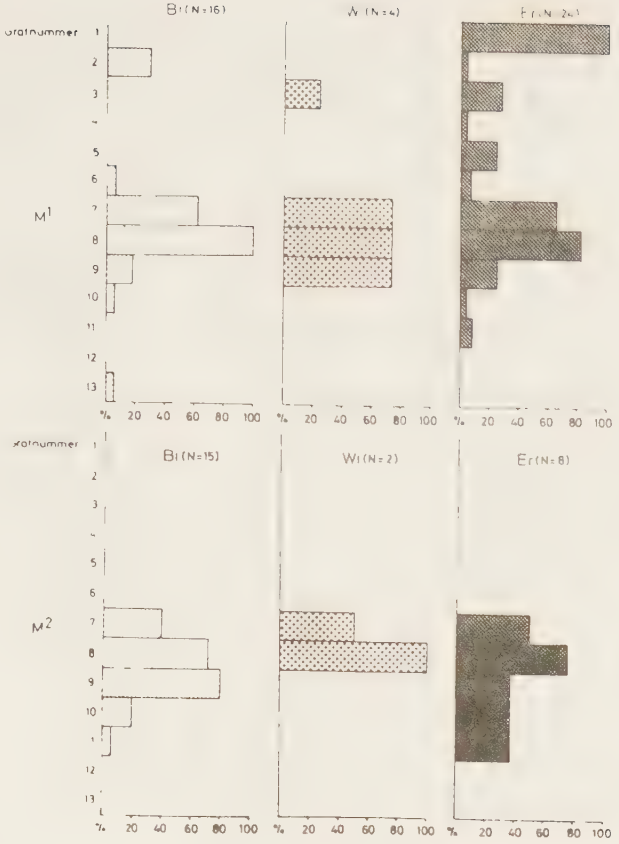
Zusammenfassung:

Vorbehaltlich der geringen Belegdichte in Wintershof-West liegt der Schwerpunkt in der zweifachen Unterbrechung für M^{1-2} an beiden Fundstellen.

h) Prozentualverteilung der von der Labialrandunterbrechung betroffenen Bereiche

Diagramm 22

An insgesamt neun verschiedenen Stellen ist eine Labialrandunterbrechung an den M^{1-2} der beiden Fundstellen möglich.



Prozentuale Verteilung der Unterbrechungen des Cingulums der M^1 - von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen – Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen

Tafel 22

M^1 :

In Bissingen ist an allen Exemplaren der Labialrand zwischen Mittelgrat und Hinterem Centroloph (Nr. 8) unterbrochen. Weitere bevorzugte Stellen liegen zwischen Vorderem Centroloph und dem Mittelgrat (Nr. 7) sowie zwischen Vorderem Zusatzgrat außerhalb des Trigons und dem Protoloph (Nr. 7) sowie zwischen Vorderem Zusatzgrat außerhalb des Trigons und dem Protoloph (Nr. 2). In Wintershof-West sind ebenfalls die beiden ersten Bereiche bevorzugt, dazu kommt noch der Bereich zwischen Hinterem Centroloph und dem darauffolgenden Zusatzgrat sowie zwischen Protoloph und dem darauffolgenden Zusatzgrat (Nr. 9). Die geringe Streuung der Unterbrechungsbereiche und die in zwei Bereichen unterschiedlichen Maxima dieser Fundstelle sind möglicherweise auf die geringe Belegdichte zurückzuführen.

M^2 :

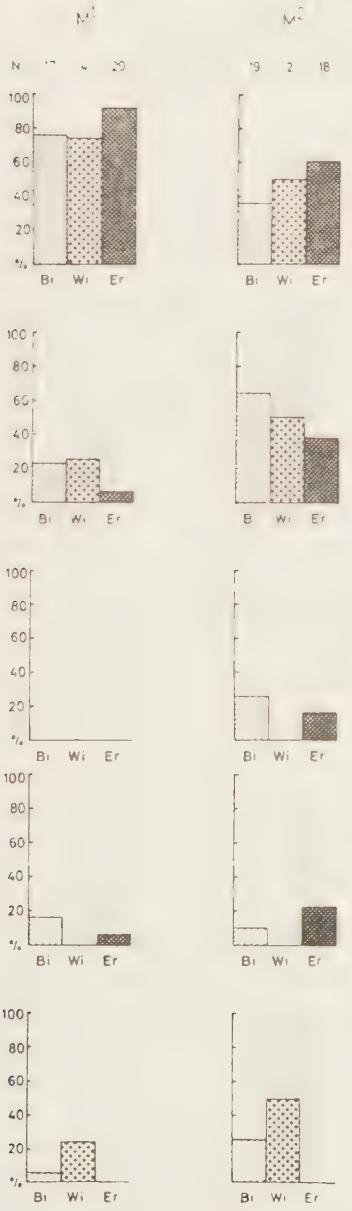
Im Vergleich zum M^1 ist am M^2 in Bissingen eine Verlagerung der prozentualen Unterbrechungshäufigkeiten festzustellen. Die häufigste Unterbrechung liegt zwischen Hinterem Centroloph und dem darauffolgenden Zusatzgrat (Nr. 9), danach folgen in abnehmender Prozentzahl die Bereiche "Mittelgrat - Hinterer Centroloph" (Nr. 8) sowie "Vorderer Centroloph - Mittelgrat" (Nr. 7). In Wintershof-West fehlt der in Bissingen häufigste Bereich überhaupt. Wegen der geringen Belegdichte ist keine gezielte Aussage möglich, inwieweit tatsächlich Unterschiede hinsichtlich der Unterbrechungsbereiche vorliegen.

Zusammenfassung:

Alle bevorzugten Stellen liegen für M^{1-2} und an beiden Fundstellen im Mittelbereich des lingualen Zahnrandes zwischen Vorderem Centroloph und dem Zusatzgrat zwischen Hinterem

Diagramm 23

Prozentuale Verteilung der M^{1-2} mit lingualen Gratverbindungen und Isolierungen innerhalb des Trigons von Glirudinus gracilis (DEHM) aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen



Prozentualer Anteil der Molaren mit lingual isolierten Trigongraten

Prozentualer Anteil der Molaren mit lingual verbundenen Trigongraten

Prozentualer Anteil der Verbindung Langer, Vorderer Zusatzgrat—Vorderer Centroloph

Prozentualer Anteil der Verbindung Vorderer Centroloph — Hinterer Centroloph

Prozentualer Anteil der Verbindung Vorderer, langer Zusatzgrat —Vorderer Centroloph — Hinterer Centroloph

Centroloph und dem Metaloph. Dies entspricht dem Quertal eines deutlich zweigeteilten Gliridenmolaren und liefert kein spezifisches Merkmal für Glirudinus gracilis.

i) Gratverbindungen innerhalb des Trigons Diagramm 23

Innerhalb des Trigons sind Gratverbindungen möglich. Sie betreffen die Grate Langer Zusatzgrat (zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph), Vorderer Centroloph und Hinterer Centroloph. Verbindungen zwischen den beiden ersten, den beiden letzten und allen dreien sind möglich, doch sind Gratverbindungen innerhalb des Trigons nicht die Regel.

M^1 :

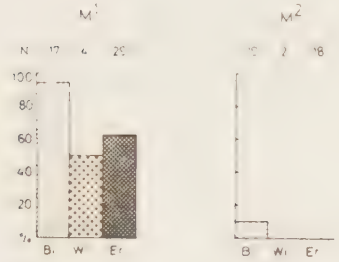
An beiden Fundstellen überwiegt die Anzahl der Exemplare mit isolierten Trigongraten. In Bissingen verteilt sich die Anzahl der Verbindungen auf die Bereiche Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph und untergeordnet auf eine Verbindung aller drei Grate. In Wintershof-West ist an den nur vier überlieferten Exemplaren die Verbindung aller drei Grate die Regel.

M^2 :

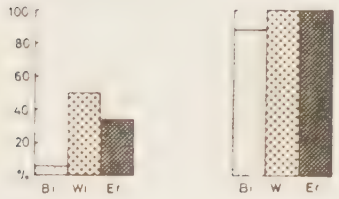
Im Gegensatz zum M^1 sind in Bissingen Exemplare mit Gratverbindungen in der Mehrzahl, in Wintershof-West zeigt ein Exemplar eine Verbindung aller drei Grate, am zweiten Exemplar sind die Grate voneinander isoliert. Gleich häufig sind in Bissingen die Verbindungen Langer vorderer Zusatzgrat und Vorderer Centroloph sowie eine Verbindung aller drei Grate, untergeordnet die Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph.

Diag

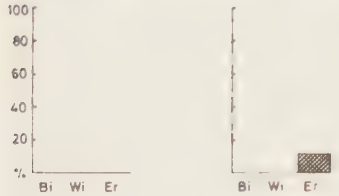
Prozentuale Verteilung der Verbindungen und Isolierungen von Graten innerhalb der mit dem Endoloph bzw. lingualen Teil des Protolophs an den M^{1-2} von Glirudinus g aus Bissingen—Wintershof-West und Glirudinus undosus n. sp. aus Erkertshofen _HM)



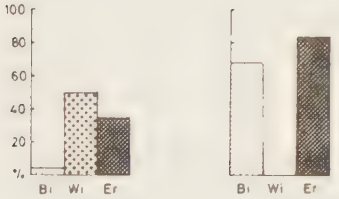
Prozentualer Anteil der vom Endoloph getrennten Trigongrate



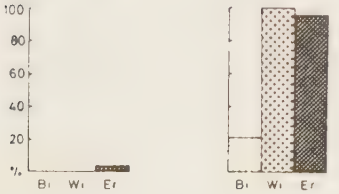
Prozentualer Anteil der mit dem Endoloph verbundenen Trigongrate



Verbindung Vorderer, langer Zusatzgrat—Endoloph



Verbindung Vorderer Centroloph—Endoloph



Verbindung Hinterer Centroloph—Endoloph

Zusammenfassung:

Der signifikante Unterschied in der prozentualen Häufigkeit der Gratverbindungen zwischen M^1 und M^2 in Bissingen ist deutlich, kann aber bezüglich der Fundstelle Wintershof-West nur vermutet werden.

k) Gratverbindungen mit dem Endoloph bzw. mit dem Metaloph

Diagramm 24

In beiden Fundstellen sind Verbindungen der Trigongrate mit dem Endoloph bzw. dem Metaloph zu beobachten, sind aber nicht die Regel.

M^1 :

Ob die prozentuale Zunahme der Gratverbindungen von Bissingen nach Wintershof-West tatsächlich vorhanden ist oder nur wegen der geringen Belegdichte in Wintershof-West vorgetäuscht wird, kann nicht entschieden werden. Deutlich signifikant ist in jedem Falle, daß die M^2 aus Bissingen mehr Gratverbindungen mit dem Endoloph aufweisen als die M^1. Ebenso ist die prozentuale Verbindung des Hinteren Centrolophs mit dem Metaloph an den M^2 der Bissinger Exemplare häufiger zu beobachten als an den M^1.

Zusammenfassung:

Bezüglich der Abfolge der Fundstellen ist wegen der geringen Belegdichte in Wintershof-West keine Aussage zu machen. Doch ist innerhalb der Fundstelle Bissingen sowohl die Zahl der Exemplare von Verbindungen der Trigongrate mit dem Endoloph als auch der Trigongrate mit dem Metaloph an den M^2 häufiger vertreten als an den M^1.

1) Größenverhältnisse Diagramm 25

Innerhalb der Fundstelle Bissingen liegen sowohl die Einzelwerte als auch die Vertrauensrechtecke für M^2 und M^1 nahe beieinander. Doch sind die Exemplare der Fundstellen in Wintershof-West im Durchschnitt deutlich größer als die Exemplare aus Bissingen.

Diskussion:

Anläßlich seiner Diskussion der Differenzierung der Arten Glirudinus modestus und G. gracilis in der Fundstelle Wintershof-West stellte DEHM (1939, S. 399) zunächst nahe Beziehungen zwischen den beiden Arten fest. Die Unterschiede - so DEHM - liegen in "Merkmalen gradueller Art, wie die geringere Anzahl der Zusatzgrate, die Konkavität der Kronenhöhe, die deutlicheren Außenhügel".

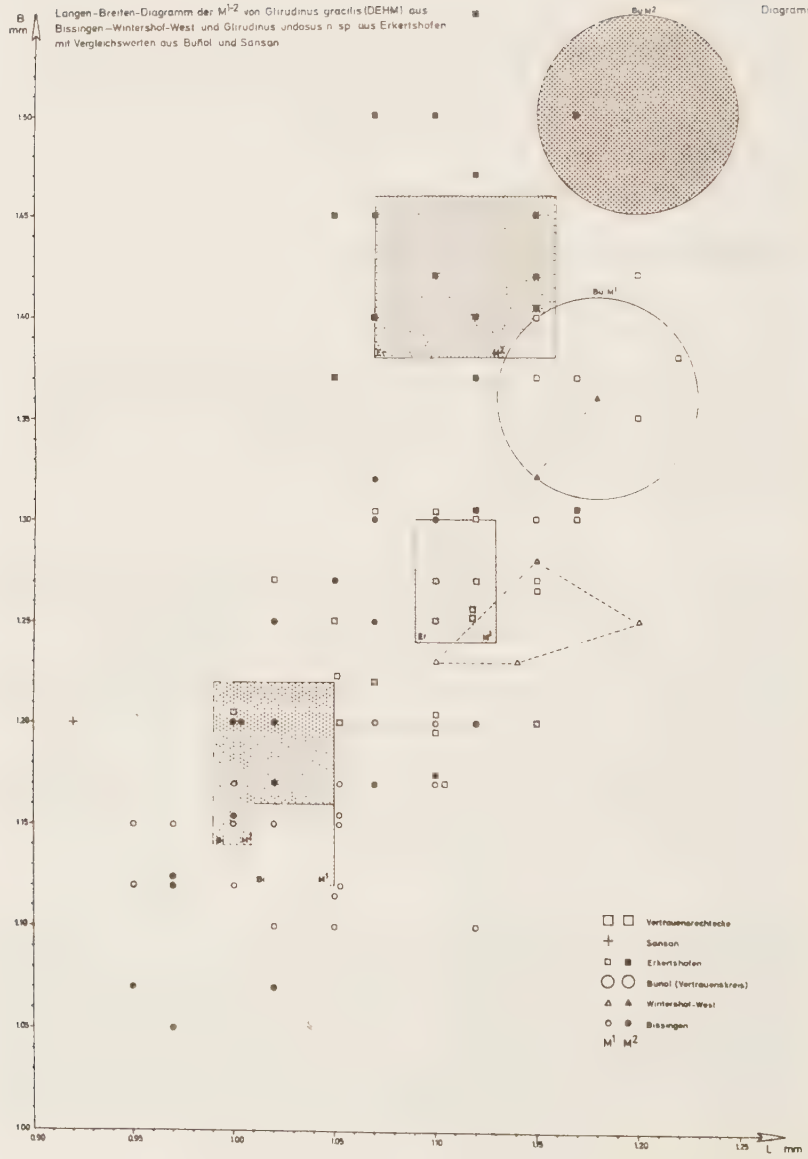
In der älteren Fundstelle Bissingen war vor allem die unterschiedliche Größe der Exemplare ein entscheidendes Merkmal. Aus dieser Erstaufteilung ergaben sich eine Anzahl von Sekundärmerkmalen, unter denen sich einige innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen als konstant erwiesen. Daraus resultierte auch die erneute Aufteilung der Exemplare aus Wintershof-West, welche sich nicht immer mit der von DEHM 1939 vorgenommenen Trennung deckte. Trotz dieser Neufassung der Diagnose blieb an einigen Einzelzähnen die artliche Zuordnung weiterhin problematisch.

Phylogenetische Zusammenhänge:

Die älteste bisher bekannte Fundstelle in Europa, in der die Art gracilis zum ersten Male auftritt, ist die Fundstelle Bissingen. Daneben findet sich die auch schon aus älteren Fundstellen bekannte Art modestus, doch lassen sich beide Formen nach Größe und Zahnmorphologie deutlich voneinander

Diagramm 25

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Glirudinus gracilis(DEHM) aus Bissingen-Wintershof-West und Glirudinus undosus n sp aus Erkertshofen mit Vergleichswerten aus Bufol und Sansan



trennen. Aufgrund der zahnmorphologischen Merkmale innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen ist sicher, daß die Art gracilis eine Weiterentwicklung der schon in den älteren Fundstellen bekannten Art modestus sein muß. Die Abspaltung bzw. Differenzierung der Art gracilis von der Art modestus dürfte innerhalb der Zeitspanne Bouzigues - Bissingen erfolgt sein.

Zusammenfassung und kurze Deutung der Merkmalsänderungen an Glirudinus gracilis (DEHM) innerhalb der zeitlichen Abfolge Bissingen - Wintershof-West

An den unteren Molaren ist eine Zunahme der Größe, verbunden mit einem prozentualen Anstieg von Zusatzgraten zu beobachten. Das Auftreten der Labialrandverbindung zwischen Langem hinteren Zusatzgrat und Posterolophid und drei Zusatzgraten zwischen Anterolophid und Metalophid erweist sich als konstant und kann als Artmerkmal verwendet werden.
An den oberen Molaren läßt sich ebenfalls eine durchschnittliche Zunahme der Größe feststellen, eine Zunahme der Zusatzgrate ist statistisch nicht zu belegen, aber aus funktionsmorphologischen Gründen im Vergleich zu den unteren Molaren wahrscheinlich. Konstant ist die Anwesenheit eines Mittelgrates zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph am M^{1-2} .
Bemerkenswert ist ferner das Auftreten von Verbindungen der Trigongrate mit dem lingualen Bereich des Anterolophs in Bissingen. Letzteres erfolgt innerhalb der Art modestus erst in der Fundstelle Schnaitheim, also zu einem späteren Zeitpunkt. Eine Erklärung für die Größenzunahme und Gratkomplikation innerhalb der beiden Fundstellen muß auf denselben Voraussetzungen beruhen, wie sie für die Art modestus (vgl. S.91) gegeben wurden, nämlich Anpassung an die Karstbedingungen und erfolgreichere Konkurrenz mit den höherkronigen Gliridenarten.
Deutung: Siehe S.139 Gl. undosus

2.1.6.3 Glirudinus undosus n. sp.

(Taf. IV, Fig. 8 - 15)

1972 Glirudinus cf. gracilis (DEHM 1950) ENGESSER, Abb. 78, Fig. 1; Abb. 79, Fig. 1, 2; Abb. 80, Fig. 1, 2

1976 Glirudinus gracilis (DEHM) DAAMS, Pl. 4, Fig. 1 - 8

Material: Erkertshofen 1962 XIX siehe Anhang
Schnaitheim 1940 V siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^1 re. Erkertshofen 1962 XIX 3323

Derivatio nominis: lat. undosus = wellenförmig, wegen der s-förmigen Krümmung des Metalophs an M^{1-2}.

Typuslokalität: Erkertshofen

Diagnose:

Großwüchsiger Vertreter der Gattung Glirudinus mit schwachkonkaver bis planer Kaufläche. M_{1-2} mit drei Zusatzgraten zwischen Anterolophid und Metalophid, M_2 mit Labialrandverbindung Anterolophid - Metalophid; hinterer, langer Zusatzgrat - Posterolophid; je ein Zusatzgrat zu beiden Seiten des Centrolophides. M^{1-2} mit s-förmig geschwungenem Metaloph, in dessen labialer Krümmungshälfte der letzte Zusatzgrat liegt. Am M^2 immer mindestens ein Trigongrat mit dem Endoloph verbunden.

Beschreibung des Holotyps:

M^1 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3323 Taf. IV, Fig. 13

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist gerundet-trapezoedrisch, mit einer stark abgeschrägten vorderen Innenecke. Sie kennzeichnet den Zahn als ersten oberen Molaren. Seine Kaufläche ist plan. Es sind sechs Hauptgrate vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. An vorliegendem Zahn sind insgesamt fünf Zusatzgrate vorhanden, je einer zwischen zwei Hauptgraten. Der Verlauf dieser Hauptgrate ist unterschiedlich. Der vom Protoloph isolierte Anteroloph läuft in einfachem Bogen von labial nach lingual. Der Protoloph, im Labialteil noch parallel dem Anteroloph, beschreibt von labial nach lingual eine spiegelverkehrt s-förmige Krümmung. Er endet lingual an der leicht schräg gestellten Verbindung Protoloph - Vorderer Centroloph - Metaloph. Der gestreckte Vordere Centroloph verläuft schräg von labial nach lingual und verschmilzt am Lingualrand des Zahnes mit dem Endoloph (Lingualteil des Protolophs). Der Hintere Centroloph, ebenfalls spiegelverkehrt s-förmig gekrümmt, reicht vom Außenrand der Zahnkrone über die Mitte der Zahnbreite. Der Metaloph beschreibt von labial nach lingual eine s-förmige Krümmung, deren Wendepunkt in der Mitte der Zahnbreite liegt. Er markiert an der Zahninnenseite den lingualsten Punkt des Zahnrandes und gleichzeitig das Ende des Protolophs. Der Posteroloph beginnt labial noch vor der hinteren Außenecke, umrundet diese in kleinem Bogen und zieht dann parallel dem Hinterrand des Zahnes nach lingual. Er endet am Fuße der hinteren Innenecke, unterhalb des Metalophs. Der erste, isolierte Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph, etwa ein Viertel der Zahnbreite lang, steht im Mittelteil des Längstales. Ein längerer Zusatzgrat, der die Stärke eines Hauptgrates erreicht und zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph liegt, reicht vom Labialrand bis über die Hälfte

der Zahnbreite nach lingual. Der Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph beginnt ebenfalls am Labialrand, ist aber nur auf das labiale Viertel der Zahnbreite beschränkt. Zwischem Hinterem Centroloph und Metaloph ist der dort gelegene Zusatzgrat etwa ein Viertel der Zahnbreite lang, auf die labiale Zahnhälfte beschränkt, erreicht nicht den Labialrand. Der letzte Zwischengrat zwischen Metaloph und Posteroloph ist ebenfalls vom Labialrand der Krone isoliert und erstreckt sich über die Hälfte der labialen Zahnbreite. Am Labialrand des vorliegenden Zahnes existieren nur zwei Gratverbindungen, nämlich Protoloph - Langer Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph sowie Hinterer Centroloph - Metaloph. Am Lingualrand sind Protoloph, Vorderer Centroloph und Metaloph miteinander verbunden, der Anteroloph isoliert.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der restlichen M^1 siehe **Diagramme 20 - 25.**

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

P^4 li. : Erkertshofen 1962 XIX 3322 Taf. IV, Fig.12

Der Umriß des oberen Praemolaren ist rundlich-oval, seine Kaufläche plan. Der Zahn besitzt drei Wurzeln: Die innere zeigt einen nierenförmigen Umriß, die beiden äußeren sind konisch geformt und nach labial geneigt. Das Zahnmuster wird im wesentlichen durch die vier Hauptgrate bestimmt, dazu kommt noch ein Mittelgrat, den ich als Vorderen Centroloph interpretiere, sowie ein lingualständiges, kurzes Zusatzgrätchen zwischen Metaloph und Posteroloph. Bis auf diesesExtragrätchen enden alle übrigen Grate isoliert am

Labialrand. Am Lingualrand endet nur der Anteroloph frei, Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind dagegen am lingualen Kronenrand miteinander verbunden. Der Vordere Centroloph endet frei, weit in der Lingualhälfte des Zahnes kurz vor dem Endoloph. Bis auf den Vorderen Centroloph, der leicht zur Zahnlängsachse geneigt ist, sind die übrigen Grate entsprechend ihrer Stellung dem Zahnumriß angeglichen.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der übrigen P^4 siehe Tab. 3

M^2 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3324 Taf. IV, Fig.14

Der Umriß des zweiten, oberen Molaren ist gerundet-rechteckig, der Zahn ist deutlich breiter als lang. Er besitzt eine nierenförmige Innenwurzel und zwei konische Außenwurzeln. Die Abschrägung des Umrisses im Bereich der vorderen Innenecke ist weit weniger deutlich als am M^1, aber der linguale Endpunkt des Anterolophs und somit auch die vordere Innenecke liegen immer noch weiter labialwärts als die hintere Innenecke. Die Kaufläche des Zahnes ist fast plan, doch der vordere Teil des Labialrandes ist leicht aufgewölbt. Wie am M^1 sind auch hier sechs Hauptgrate vorhanden, aber insgesamt sechs Zusatzgrate. Alle Haupt- und Nebengrate stehen steiler als am M^1. Der Anteroloph beginnt am Labialrand noch hinter der vorderen Außenecke, biegt dann in kurzem engen Bogen zum Vorderrand des Zahnes und zieht parallel dem Umriß nach lingual. Dort endet er in einer Krümmung zum Protoloph, ein gutes Stück vom eigentlichen Lingualrand entfernt. Der Protoloph, ebenfalls am Labialrand nach hinten gebogen, läuft ab Mitte der Zahnbreite schräg nach lingual und biegt am Lingualrand der Krone in die Endolophverbindung ein. Der Vordere Centroloph zieht vom Labialrand zunächst gerade, dann immer steiler nach lingual und

verbindet sich ebenfalls am Lingualrand mit dem Endoloph. Der Hintere Centroloph verläuft parallel dem Vorderen Centroloph, endet jedoch ein kurzes Stück vor dem Endoloph. Der Metaloph läuft vom Labialrand senkrecht zur Zahnlängsachse und biegt kurz vor der Einbiegung in das Endoloph nach hinten. Der Posteroloph beginnt labial noch vor der hinteren Außenecke, begleitet diese bis zum Hinterrand des Zahnes und läuft gerade zum Lingualrand. Dort endet er an der hinteren Innenecke des Zahnes und verbindet sich mit dem Endoloph. Der erste Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph ist nur wenig kürzer als der Anteroloph selbst, aber etwas schwächer und folgt mehr oder weniger parallel dem Anteroloph. Zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph finden sich an vorliegendem Exemplar drei Zusatzgrate. Der mittlere, von der Stärke eines Hauptgrates, ist der längste und reicht lingualwärts über drei Viertel der Zahnbreite. Die beiden kleineren, davor und dahinter gelegen, sind auf das labiale Drittel der Zahnbreite beschränkt, aber vom Labialrand isoliert. Ebenso lang ist der den Labialrand erreichende Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph sowie der nächstfolgende zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Letzterer ist jedoch wieder vom Labialrand isoliert, reicht aber lingual bis zur Mitte der Zahnbreite. Am Labialrand sind Protoloph und der vordere lange Zusatzgrat miteinander verbunden, ebenso Hinterer Centroloph und Metaloph. Am Lingualrand ist nur der Anteroloph isoliert; Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph sind miteinander verbunden.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der übrigen M^2 siehe Diagramme 20 - 25.

M^3 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3325 Taf. IV, Fig. 15

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist trapezoedrisch-gerundet, da der Labialrand nach hinten stark abgeschrägt ist. Die Vorderbreite des Molaren ist größer als seine Länge. Die Kaufläche ist bis auf eine Aufwölbung des vorderen Labialrandes plan. Neben den sechs Hauptgraten sind noch insgesamt acht Zusatzgrate vorhanden. Die Anordnung der Haupt- und Nebengrate ist vom M^{1-2} stark abweichend. Während der Anteroloph noch gerade gestreckt und parallel dem Vorderrand der Zahnkrone verläuft, beschreiben der Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph sowie der Protoloph von labial nach lingual eine spiegelverkehrte S-Kurve, deren Wendepunkt in der Mitte der Zahnbreite liegt. Alle dahinter folgenden Haupt- und Nebengrate beschreiben eine gegen die Hinterseite des Zahnes offene Parabel, welche nach rückwärts von Grat zu Grat eine schwächere Krümmung aufweist. Der Posteroloph dagegen verläuft wieder von labial nach lingual gerade. Die ersten drei Zusatzgrate stehen zwischen Anteroloph und Protoloph. Der mittlere reicht von labial nach lingual bis kurz vor das Endoloph. Zu beiden Seiten dieses langen Zwischengrates - im labialen Viertel der Zahnbreite und in dem durch die Krümmung geschaffenen Platz - sitzen die beiden kleineren Grätchen. Sie sind vom Labialrand isoliert. Zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph finden sich wiederum drei Zusatzgrate, deren mittlerer wieder der längste ist. Er beginnt am Labialrand und reicht lingual bis knapp vor den Endoloph. Die beiden kleineren Grate, einer davor, der andere dahinter gelegen, sind auf die Zahnmitte beschränkt und nur etwa die Hälfte der vorderen Zahnbreite lang. Der Mittelgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph ist nur mehr als kleines Hügelchen im labialen Drittel der Zahnbreite auszumachen. Der darauffolgende Grat weist noch eine schwache Krümmung nach vorne auf. Obwohl die Zahnaußenseite beschädigt ist, läßt sich dennoch feststellen, daß der Zahn

durch die Verbindung von Anteroloph, Endoloph, Posteroloph und durchgehenden Labialrand allseitig umschlossen ist. In den Endoloph münden die sechs Hauptgrate, in den Labialrand nur Anteroloph, vorderer langer Zusatzgrat, Protoloph, mittlerer langer Zusatzgrat, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der übrigen M^3 siehe Tab. 4.

Unterkiefer:

P_4 re. : Erkertshofen 1962 XIX 3321 Taf. IV, Fig. 11

Die Wurzel des unteren Praemolaren ist annähernd viereckig-gerundet, jedoch deuten die Einschnürungen labial und lingual auf eine beginnende Teilung hin. Die Kaufläche des Zahnes ist flach und der gestreckt-trapezoedrische Umriß verjüngt sich von hinten nach vorne. Sowohl der linguale als auch der vordere Kronenrand sind in sich gerade-gestreckt, während der labiale und hintere Zahnrand leicht konvex gebogen sind. Der Zahn ist mit insgesamt sieben Graten voll molarisiert. Es sind fünf Hauptgrate und zwei Zusatzgrate vorhanden: Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesololophid und Posterolophid; dazu kommt noch je ein Zusatzgrat zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten. Anterolophid, Metalophid und der zwischen beiden eingeschlossene, isolierte Zusatzgrat verlaufen zwar in sich gestreckt-gerade, jedoch sind die beiden letzteren Grate nach Art von Glirudinus schräg zur Zahnlängsachse nach hinten geneigt. Anterolophid und Metalophid sind am Labialrand schleifenförmig miteinander verbunden. Das sowohl vom Lingualrand als auch vom Labialrand isolierte Centrolophid ist

an vorliegendem Exemplar auf die Zahnmitte beschränkt. Die konvex verlaufenden Grate Mesolophid und Posterolophid sind am Lingualrand miteinander verbunden, der zwischen beiden gelegene Zusatzgrat vom Lingualrand isoliert.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der übrigen P^4 siehe Tab. 3.

M_1 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3320 Taf. IV, Fig. 10

Der zweiwurzelige, trapezoedrisch-gerundete Molar ist länger als breit. Die Vorderbreite des Zahnes ist geringer als seine Hinterbreite. Die Kaufläche der Zahnkrone ist plan. Die Haupt- und Zusatzgrate mit Ausnahme der ersten und den beiden letzten sind schräg zur Zahnlängsachse nach hinten geneigt. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid finden sich noch drei Zusatzgrate zwischen Anterolophid und Metalophid sowie ein kräftiger, isolierter Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid. Alle drei vorderen Zusatzgrate sind über den Lingualrand der Zahnkrone miteinander verbunden, aber labialwärts voneinander isoliert. Deren vorderster ist der kürzeste und erreicht kaum die Mitte der Zahnbreite; der zweite ist der längste, fast so kräftig wie ein Hauptgrat und endet kurz vor der Verbindung Anterolophid - Metalophid. Der dritte Zusatzgrat endet in der Mitte der Zahnbreite. Ebenso wie Anterolophid und Metalophid, so sind auch Centrolophid und Mesolophid sowie der Zusatzgrat (zwischen Mesolophid und Posterolophid) und das Posterolophid miteinander verbunden. Mit Ausnahme des Centrolophides und des hintersten Zusatzgrates sind alle übrigen Grate am Lingualrand miteinander verbunden.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der restlichen M_1 siehe Tab. 15 - 19.

M_2 re.: Erkertshofen XIX 3319 Taf. IV, Fig. 9

Der Umriß des zweiwurzeligen Molaren ist gerundet-trapezförmig, die Breite des Zahnes nimmt von vorne nach hinten ab, er ist länger als breit. Die Kaufläche der Zahnkrone ist plan, die Grate - mit Ausnahme des Anterolophides und des Posterolophides - stehen schräg zur Zahnlängsachse nach hinten geneigt. Zusätzlich zu den fünf Hauptgraten finden sich noch drei Zusatzgrate zwischen Anterolophid und Metalophid, je ein weiterer zu beiden Seiten des Centrolophides und ein letzter zwischen Mesolophid und Posterolophid. Der erste der vorderen Zusatzgrate ist der kürzeste, höchstens ein Viertel der Zahnbreite lang und vom Lingualrand isoliert. Die beiden anderen - der mittlere ist wie am M_1 der längste - sind mit dem Lingualrand verbunden. Die beiden Zusatzgrate vor und hinter dem Centrolophid sind etwa so lang wie der vorderste Zusatzgrat und vom Lingualrand isoliert. An den Hauptgraten Metalophid und Mesolophid ist innerhalb ihres Gratverlaufes von lingual nach labial eine spiegelverkehrt s-förmige Krümmung zu beobachten. Am Labialrand sind Anterolophid und Metalophid sowie hinterster Zusatzgrat und Posterolophid schleifenförmig miteinander verbunden, das extrem lange Centrolophid und das Mesolophid sind voneinander isoliert. Der Lingualrand ist bis auf eine schwache Unterbrechung vor dem Mesolophid durchgehend und verbindet alle Hauptgrate.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der restlichen M_2 siehe Tab. 15 - 19.

M_3 re.: Erkertshofen XIX 3318 Taf. IV, Fig. 8

Der Umriß des zweiwurzeligen Molaren ist durch die Breitenreduktion seiner Hinterhälfte gerundet-dreieckig. Seine Kau-

fläche ist plan. Alle Haupt- und Nebengrate, mit Ausnahme des ersten und letzten Grates stehen schräg zur Zahnlängsachse nach hinten geneigt. Am Lingualrand münden alle Grate bis auf den hinteren Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid in ein Endolophid, welches sich am lingualen Kronenrand entlangzieht. Neben den fünf Hauptgraten finden sich noch acht Zusatzgrate. Drei davon liegen zwischen Anterolophid und Metalophid, in derselben Längenabstufung, wie sie bereits durch den M_1 bekannt ist. Dazu treten wieder die beiden Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophides, die auf die Lingualhälfte der Zahnbreite beschränkt sind. Zwischen Mesolophid und Posterolophid finden sich an vorliegendem Exemplar drei verschieden starke Zusatzgrate. Zu beiden Seiten des mittleren und kräftigsten findet sich je ein dünnes, kurzes Grätchen. An der Labialseite sind Protolophid und Metalophid, hinterster langer Zusatzgrat und Posterolophid schleifenförmig verbunden, Centrolophid und Mesolophid voneinander isoliert.

Zur Variation der Zahnmorphologie und Größe der restlichen M_3 siehe Tab. 4.

Zahnmorphologische Veränderungen der Art Gl. undosus aus Erkertshofen im Vergleich zu Gl. gracilis aus Bissingen und Wintershof-West

M_{1-2} :

a) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 18

Mit Ausnahme des ersten Bereichs am M_2 verschiebt sich an den drei beobachteten Bereichen der Schwerpunkt der prozentualen Zusatzgratanteile von Bissingen nach Erkertshofen. Dabei entwickelt sich die Anzahl der Zusatzgrate am M_2

(drei im Vorderbereich, je einer zu beiden Seiten des Centrolophides) zum Artmerkmal.

b) Verbindungen des Labialrandes Diagramm 16

Schon die Exemplare von Gl. gracilis aus Bissingen weisen einen hohen Anteil von Labialrandverbindungen auf, der an den Exemplaren aus Erkertshofen erneut zunimmt. Am M_2 dieser Fundstelle sind Labialrandverbindungen im Vorder- und Hinterbereich die Regel.

c) Unterbrechungen und Verbindungen des Lingualrandes

Diagramm 17

Der prozentuale Anteil der Exemplare mit durchgehendem Lingualrand nimmt von Bissingen nach Erkertshofen ab. Während in Bissingen und Wintershof-West Exemplare von gracilis bis zu dreimal am Lingualrand unterbrochen sind, und der Schwerpunkt deutlich bei der einfachen Unterbrechung liegt, steigert sich der Anteil in Erkertshofen bis zur sechsfachen Unterbrechung.

d) Prozentualverteilung der von den Unterbrechungen des Lingualrandes betroffenen Grate

Diagramm 18

Während an den Fundstellen Bissingen und Wintershof-West Unterbrechungen vor höchstens vier verschiedenen Graten möglich sind, steigt die Zahl der betroffenen Grate bis zu acht in Erkertshofen. Ebenso tritt von Bissingen nach Erkertshofen eine Schwerpunktverschiebung des prozentual häufigsten Unterbrechungsbereiches auf. Der Maximalanteil der Unterbrechungen liegt nicht mehr nach dem Centrolophid, sondern vor dem Centrolophid.

e) Größenverhältnisse Diagramm 19

Vergleicht man den Durchschnitt der Längen und Breiten der weitstreuenden Einzelwerte in Wintershof-West, so sind in der zeitlichen Abfolge Bissingen, Wintershof-West und Erkertshofen die Molaren letzterer Fundstelle deutlich die größten.

M^{1-2} :

f) Verteilung und Anzahl der Zusatzgrate Diagramm 20

Von fünf beobachteten Bereichen verschiebt sich der Schwerpunkt der Zusatzgratanteile in zwei Bereichen von Bissingen nach Erkertshofen in die mehrgratige Klasse; dies betrifft sowohl am M^1 als auch am M^2 die Bereiche zwischen Anteroloph - Protoloph und Metaloph - Posteroloph. Mit Ausnahme der Bereiche Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph und Metaloph - Posteroloph besitzen an beiden Fundstellen die M^2 durchschnittlich mehr Zusatzgrate als die M^1 . Die M^{1-2} aus Bissingen besitzen immer einen Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph, während in Erkertshofen zwischen 0 - 2 Grate vorhanden sind. Im Bereich Metaloph-Posteroloph ist in Erkertshofen sowohl am M^1 als auch am M^2 immer nur ein Zusatzgrat vorhanden.

g) Unterbrechungen und Verbindungen des Labialrandes

Diagramm 21

Während an den meisten Exemplaren aus Bissingen die zweifache Gratunterbrechung überwiegt, verschiebt sich in Erkertshofen dieser Schwerpunkt zugunsten der dreifachen Un-

terbrechung. Als außergewöhnlich dürfen in letzterer Fundstelle die fünffachen Unterbrechungen gewertet werden.

h) Prozentualverteilung der von der Labialrandunterbrechung betroffenen Bereiche

Diagramm 22

Für beide Fundstellen läßt sich feststellen, daß an den M^2 die Streuung der von der Labialrandunterbrechung betroffenen Grate deutlich größer ist als an den M^2. Während in Bissingen die Mehrzahl der Labialrandunterbrechungen zwischen Vorderem Centroloph und Mittelgrat bzw. Hinterem Centroloph und Mittelgrat liegt, ist in Erkertshofen an den M^1 immer der Bereich Anteroloph - Vorderster Zusatzgrat unterbrochen. An den M^2 sind dieselben Grate von der Labialrandunterbrechung betroffen, doch verschiebt sich das Maximum der Unterbrechungen vom Bereich Hinterer Centroloph - Hinterer langer Zusatzgrat zum Bereich Mittelgrat - Hinterer Centroloph.

i) Gratverbindungen innerhalb des Trigons Diagramm 23

Allgemein nimmt innerhalb der zeitlichen Abfolge der drei Fundstellen der prozentuale Anteil der Isolierungen des Lingualbereiches der Trigongrate zu, dementsprechend sinkt der Anteil dieser Gratverbindungen. Sowohl am M^1 als auch am M^2 finden sich an der Art undosus in Erkertshofen die wenigsten Verbindungen der Trigongrate Vorderer langer Zusatzgrat, Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph. Eine Bevorzugung einer der drei möglichen Verbindungen läßt sich nicht feststellen, doch ist der Anteil in allen Fundstellen am M^2 deutlich häufiger als am M^1.

k) Gratverbindungen mit dem Endoloph Diagramm 24

Wohl eines der besten Unterscheidungsmerkmale der Art undosus im Vergleich zur Art gracilis wird durch die unterschiedlichen Anteile der Trigongratverbindungen mit dem Endoloph bzw. mit dem lingualen Teil des Protolophs dokumentiert. An den M^1 steigt der Anteil der Exemplare mit Verbindungen von Bissingen nach Erkertshofen um über 20 %. An den M^2 ist schon an der Art gracilis in Bissingen mit wenigen Ausnahmen die Verbindung dieser Grate mit dem Endoloph die Regel. Unter den 18 beobachteten Exemplaren der Art undosus in Erkertshofen ist kein Zahn vorhanden, an dem nicht wenigstens einer der drei Grate mit dem Endoloph verbunden ist. In sechs Fällen existiert eine einfache Verbindung, in zehn Fällen eine zweifache Verbindung und an zwei Exemplaren sind alle drei Grate mit dem Endoloph verbunden. Am häufigsten ist der Hintere Centroloph, am zweithäufigsten der Vordere Centroloph und in untergeordnetem Maße der vordere lange Zusatzgrat mit dem Endoloph verschmolzen.

l) Größenverhältnisse Diagramm 25

Innerhalb der drei beobachteten Fundstellen sind folgende Tatsachen festzustellen: In Bissingen ist eine Verflechtung der Vertrauensrechtecke für M^1 und M^2 zu beobachten. Die wenigen, weitstreuenden Einzelwerte aus Wintershof-West sind zwar durchschnittlich größer als die Exemplare aus Bissingen, fallen aber in den Bereich der Einzelwerte der Exemplare aus Erkertshofen. An den Vertrauensrechtecken der M^1 und M^2 läßt sich deutlich erkennen, daß innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen am M^2 eine Verbreiterung stattgefunden hat.

Vergleich der Ergebnisse mit undosus-Exemplaren aus anderen Fundorten:

Deutschland:

Schnaitheim:

Neben einer Vielzahl von Exemplaren der Art modestus fanden sich an dieser Fundstelle nur je ein M_1 und M_2, die ich wegen ihres deutlichen Größenunterschiedes, ihrer dreifachen Labialrandverbindung und der Anzahl ihrer Zusatzgrate (drei im Vorderbereich und je einer zu beiden Seiten des Centrolophides) zur Art undosus rechne.

Schweiz:

Anwil:

Während in zeitlich vergleichbaren Molassefundstellen Süddeutschlands Vertreter von Glirudinus gracilis oder undosus fehlen, finden sich in Anwil noch Zähne, welche diesem Formenkreis zuzuordnen sind. Leider sind nur Zähne des Unterkiefers überliefert. Die von ENGESSER (1972, Abb. 78, 1, und Abb. 79) abgebildeten Zähne von Glirudinus cf. gracilis unterscheiden sich von den Exemplaren der Art gracilis aus Bissingen und Wintershof-West durch die Konstanz von acht Zusatzgraten. Eine derart hohe Anzahl von Zusatzgraten findet sich zwar auch in den Fundstellen Bissingen, Wintershof-West und Erkertshofen, doch ist sie dort nur am M_1 und in geringem Prozentsatz bekannt. Deswegen rechne ich die Exemplare aus Anwil zur Art undosus, wenn auch aus den Abbildungen ENGESSERS eine Labialrandverbindung Anterolophid - Metalophid an den M_2 nicht eindeutig hervorgeht. Ein Größenvergleich mit den Exemplaren von gracilis aus den Fundorten Bissingen und Wintershof-West zeigt, daß die Zähne aus Anwil in ihrer Größe den Exemplaren aus Bissingen entsprechen.

Frankreich:

Sansan:

Daß auch aus Sansan Exemplare eines vielgratigen Glirudinus-Vertreters bekannt sind, verdanken wir den Beobachtungen ENGESSERS (1972, S. 222). Studien an Belegmaterialien aus Sansan in Utrecht haben dies bestätigt. BAUDELOT, 1972, hat in ihrer These nur die sehr entfernt ähnliche Form Eomuscardinus sansaniensis beschrieben. Tatsache ist, daß der von ENGESSER (1972, S. 220, Abb. 2) abgebildete M^1 (nicht M^2) schon allein wegen seines typisch s-förmig gekrümmten Metalophs zur Art undosus gerechnet werden muß.

Spanien:

Bunol:

Die von DAAMS 1976, S. 174 geäußerte Vermutung, die Größenunterschiede von Glirudinus gracilis aus Bunol und Wintershof-West könnten auf verschiedene Meßtechniken zurückzuführen sein, hat sich nicht bestätigt. Die neu vermessenen Zähne von Glirudinus gracilis aus Wintershof-West liegen sowohl an den unteren als auch an den oberen Molaren deutlich unter dem Durchschnitt der Exemplare aus Bunol. An den Abbildungen (DAAMS, 1976, Taf. 17, Fig. 2, 3) der M^1 und M^2 dieser Fundstelle ist die deutlich s-förmige Krümmung des Metalophs ebenso zu erkennen wie die Beschränkung des Extragrates zwischen Metaloph und Posteroloph auf die labiale Hälfte der Zahnbreite. Überraschend wirkt zunächst das Fehlen des Zusatzgrates zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph am M^1 und die Tatsache, daß an keinem der Exemplare einer der Trigongrate der M^{1-2} mit dem Endoloph bzw. dem lingualen Teil des Protolophs verbunden ist, doch gibt es dafür eine mögliche Erklärung. Die Fundstelle Bunol ist älter als Erkertshofen. Das Auftreten dieses Zusatz-

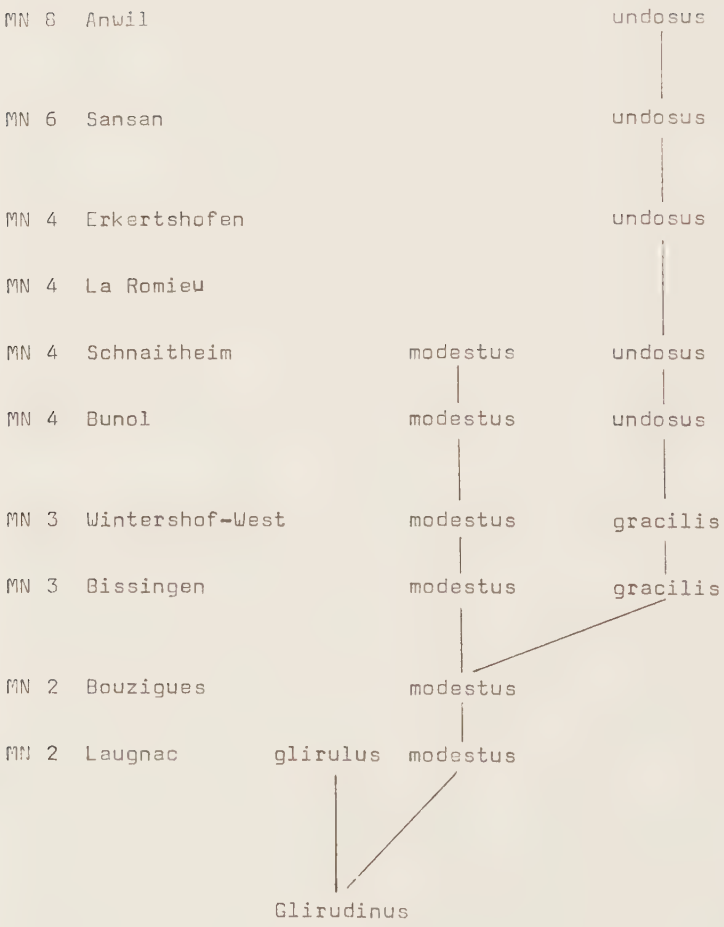
grates am M^1 ist - wie den Entwicklungsstadien der Art gracilis und undosus zu entnehmen ist - ein modernes Merkmal. Es fehlt in Bissingen, tritt zum ersten Male in Wintershof-West auf und ist in Erkertshofen immer vorhanden. Die Labialrandverbindungen der M_{1-2} sowie die Anzahl der Zusatzgrate am M_2 der Exemplare aus Bunol entsprechen exakt der Zahnmorphologie der undosus-Molaren aus Erkertshofen. Aufgrund der zahnmorphologischen Details und der Größe (vgl. Diagramme 19 und 25) gilt es als sehr wahrscheinlich, daß die Fundstelle Bunol zeitlich zwischen Wintershof-West und Erkertshofen einzustufen ist. Diese Auffassung deckt sich mit der Meinung von DAAMS & FREUDENTHAL, 1974, wonach Bunol jünger als Wintershof-West sein soll.

Zusammenfassung der morphologischen Veränderungen an Glirudinus undosus und deren Deutung

Die zeitliche Reihenfolge der Fundstellen Bissingen - Wintershof-West - Bunol - Schnaitheim - Erkertshofen - Sansan - Anwil wurde bereits von anderen Autoren (CICHA, FEIJFAR & FAHLBUSCH 1972, ENGESSER 1972, DAAMS 1976) diskutiert. Für einen zahnmorphologischen Vergleich der Exemplare aus Bunol werden zusätzlich die Entwicklungsstadien der Exemplare der Art gracilis aus Bissingen und Wintershof-West herangezogen, da sie teilweise zahlenmäßig gut belegt sind und der Fundstelle Bunol zeitlich nahestehen.
Ausgehend von den Exemplaren aus Bunol, die an den M_2 bereits die für die neue Art entsprechende Anzahl von Labialrandverbindungen besitzen, kommt es in Erkertshofen zu einem Pauschalanstieg der Zusatzgrate; sowohl an den unteren wie oberen Molaren ist durchschnittlich ein Zusatzgrat mehr zu beobachten. Für die Exemplare aus Schnaitheim und Sansan sind keine Aussagen wegen des mangelnden Belegmaterials möglich. Die Zähne aus Anwil besitzen deutlich

mehr Zusatzgrate als diejenigen von Erkertshofen. Damit ist zumindestens für die unteren Molaren ein Anstieg der Zusatzgrate in der zeitlichen Abfolge festzustellen. An den oberen Molaren besitzen die Exemplare aus Erkertshofen um ein bis zwei Zusatzgrate mehr als die Zähne von Bunol. Obwohl von Sansan nur ein M^1 vorliegt und M^{1-2} aus Anwil fehlen, darf aufgrund der Gebißocclusion und des Kauabriebes auch an den oberen Molaren eine zeitlich abhängige Steigerung der Zusatzgrate angenommen werden.
Trotz der teilweise großen Streuung von Einzelwerten an einigen Fundstellen ist es auffallend, daß Bunol die durchschnittlich größten Zähne aufweist, während in den jüngeren Fundorten Erkertshofen, Sansan und Anwil die durchschnittliche Größe der Exemplare abnimmt (Diagramm 19, 25). Da auch die Möglichkeit der Umlagerung für sämtliche Fundorte auszuschließen ist, kann eine derartige Größenabnahme auf folgende Weise zu deuten sein:
Während in den älteren Fundstellen Süddeutschlands und Spaniens die Glirudinus-Vertreter als flachkronige, vielgratige Formen eine beherrschende Stellung für ihren Lebensraum erobert hatten, war in den jüngeren Fundorten Erkertshofen, Sansan und Anwil bereits der Konkurrenzdruck von ähnlich gebauten Formen (Myoglis, Eomuscardinus) vorhanden, die aufgrund der Zahnmorphologie dieselben Biotope bevorzugten. Dies führte zwangsläufig zu einer Verschlechterung der Lebensbedingungen (Nahrungsangebotes) und zu kleineren Individuen. Wie schon bei Glirudinus modestus (S.91) erwähnt wurde, könnte der verstärkte Einbau von Zusatzgraten als Reaktion gedeutet werden: nämlich eine relative Vergrößerung der Kaufläche zu erreichen und das wegen der Konkurrenz spärlichere Nahrungsangebot intensiver zu nutzen.

Stammbaum der Glirudinus-Arten



2.2 SUBFAMILIE DRYOMYINAE DE BRUIJN, 1966

2.2.1 Gattung Pseudodryomys DE BRUIJN, 1966

Typusart: Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN, 1966

Typlokalität: Ateca I

Original-Gattungsdiagnose:

Gliridae of intermediate size. Occlusal surface of cheek teeth concave. Crowns of cheek teeth low. P_4 small relative to M_1 and rounded; M^1 smaller than M^2. The Spanish representatives of the genus Pseudodryomys are charakterized by a gradual simplification of the dental pattern through time.

Problemstellung:

Die Schaffung der Gattung Pseudodryomys durch DE BRUIJN (1966, S. 7) war zum damaligen Zeitpunkt dringend erforderlich und ausreichend. Die Untersuchungen beruhten vornehmlich auf Material aus spanischen Fundstellen. Für die beiden Arten ibericus - simplicidens wurde eine "gradual simlification of the dental pattern through time" festgestellt. Ob die in der Gattung vereinigten Arten außerhalb des spanischen Bereichs ebenfalls eine taxonomische Einheit repräsentieren könnten, wurde von DE BRUIJN (1966, S. 9) selbst zur Diskussion gestellt.

Dieser Gedanke wurde von DAAMS 1974 wieder aufgegriffen. Anhand von erweitertem Material aus spanischen Fundstellen wurde eine Analyse von Morphotypen der Gattung innerhalb der stratigraphischen Abfolge erstellt. Das Ergebnis waren zwei voneinander unabhängige, doch zeitgleiche Arten (ibe-

ricus und simplicidens) und Neufassungen der jeweiligen Artdiagnosen. Die im selben Jahr ausgesprochene Erwiderung DE BRUIJN's, in der auch eine ungewöhnlich weite morphologische Variation der Gattung angesprochen wird, könnte auch vermuten lassen, daß die ursprünglich ausreichende Gattungsdiagnose im Verlaufe der Zeit zu einer Art von Sammelbecken für das anwachsende Material wurde, das möglicherweise mehrere Gattung bzw. mehr als die bereits bekannten Arten beinhaltet. Daß die Gattung an spanischen Fundstellen eine ungewöhnliche morphologische Variationsbreite aufweist und eine weitaus bedeutendere Rolle am Anteil der Gliridenfauna besitzt als in Frankreich oder Süddeutschland, konnte ich mich an den umfangreichen Sammlungen in Utrecht selbst überzeugen.

Das Material aus Süddeutschland (Schnaitheim, Adelschlag, Hesselohe und Schönenberg) ist zwar zur Entflechtung dieser Probleme aufgrund seines geringen Umfanges weniger geeignet, kann aber neue Lösungsmöglichkeiten aufzeigen.

2.2.1.1 Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN, 1966

(Taf. VIII, Fig. 16 - 24)

Material: Adelschlag: 1956 XIX
Hesselohe: 1950 XXI
Schönenberg: 1966 IX

Maße: siehe Anhang und Diagramm 26 und 27

Holotypus: P^4 - M^1 li., Atheca 458, DE BRUIJN, 1966, Taf. II, Fig. 5

Original-Artdiagnose:

Pseudodryomys with molars that have both centrolophs. In M^1 and M^2 the anterior centroloph is longer than the posterior one. The lower M_1 and M_2 have an extra ridge in the posterior valley as well as a moderately long centrolophid.

Kurzbeschreibung des Materials (Morphotypen nach DAAMS, 1974):

Adelschlag:

Aus dieser Fundstelle sind nur zwei M_2 erhalten, die das Zahnmuster des Morphotyps L zeigen (nach DAAMS 1974 einer der drei Morphotypen, der zeitlich nur bis zur Fundstelle Bunol vertreten ist und in jüngeren spanischen Lokalitäten fehlt).

Hesselohe:

Hier sind insgesamt nur drei Zähne überliefert. Ein M^1 zeigt das Muster des Morphotyps C, die beiden anderen M^2 sind identisch mit dem M^1 des Holotyps aus Atheca I und sind dem Morphotyp B oder C zuzuordnen.

Schönenberg:

Unterkiefer: (siehe auch S. 144)

P_4 : Drei Praemolaren entsprechen in ihrem Muster exakt dem bei DE BRUIJN, 1966 abgebildeten Exemplar aus Atheca I (Taf. IV, Fig. 1), weitere sieben besitzen noch einen Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid.

M_1 : 9 x Morphotyp L (Taf. VIII, Fig. 17), 1 x Morphotyp K

M_2 : 5 x Morphotyp L, 1 x Morphotyp K (Taf. VIII, Fig. 18)

Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN und Pseudodryomys simplicidens DE BRUIJN an den Fundstellen Schnaitheim – Adelschlag – Hesselohe – Schonenberg mit Vertrauensrechten von Villafeliche II A – Munebrega

Diagramm 26

M_3 : 1 x Morphotyp O, 1 x Morphotyp R

Oberkiefer: (siehe auch S. 146)

P^4 : Die sechs Exemplare entsprechen in ihrem Zahnmuster dem zum Holotyp gehörenden P^4 aus Atheca I (Taf. VIII, Fig. 19).

M^1 : 4 x Morphotyp C, in der Gratverbindung der beiden Centrolophe exakt dem Holotyp gleichend (Taf. VIII, Fig. 20, 21).

M^2 : 3 x Morphotyp C, ebenfalls in der Gratverbindung der Centrolophe dem Holotyp gleichend (Taf. VIII, Fig. 22, 23).

M^3 : 1 x Morphotyp W, 1 x Morphotyp X (Taf. VII, Fig. 24).

Bemerkungen:

Alle 43 Exemplare der Art ibericus waren aufgrund ihres Zahnmusters ohne Schwierigkeiten von den 10 Exemplaren der Art simplicidens aus Schönenberg zu trennen. Die unteren Molaren entsprechen in ihrer Größe den Exemplaren der spanischen Fundstelle Munebrega, die oberen Molaren sind im Durchschnitt etwas größer.

Im Gegensatz zu den von DAAMS aufgestellten Morphotypen erscheinen die M^{1-2} als genaue Kopie des Holotypus (DE BRUIJN, 1966, Taf. II, Fig. 5). Sie stellt nämlich - wenn man die Originaldiagnose berücksichtigt - bereits einen Sonderfall dar. Zwar entspricht der Holotypus ihr in den Punkten: "both centrolophs .... In M^1 and M^2 the anterior centroloph is longer than the posterior one.", doch abgesehen von

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN und Pseudodryomys simplicidens DE BRUIJN an den Fundstellen Schnaitheim — Adelschlag — Hesselohe — Schonenberg mit Vertrauensrechtecken von Villafeliche II A — Munebrega

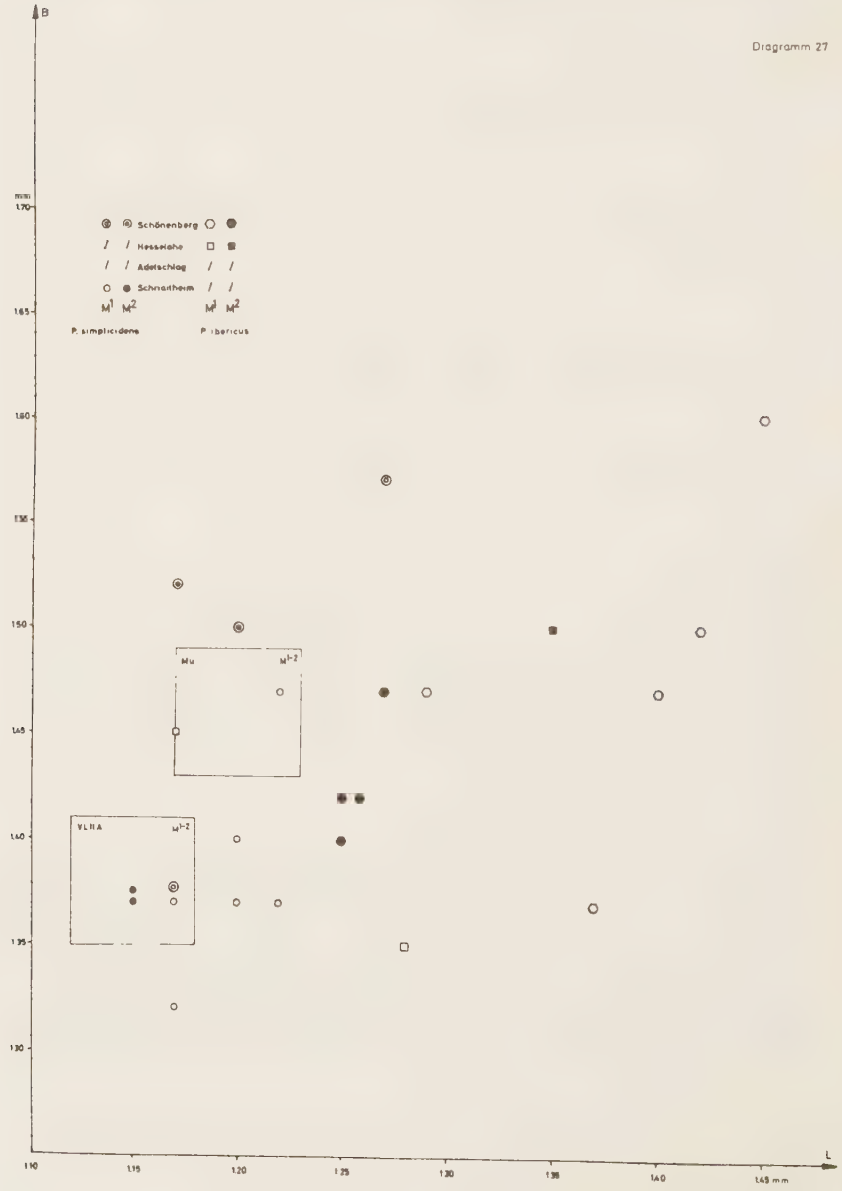


Diagramm 27

der auffälligen Verbindung der Centrolophe mit dem Metaloph in der Zahnmitte ist nicht klar, welches der beiden Centrolophe kürzer ist bzw. aus welchen Elementen sich der Verbindungsteil zusammensetzt. Bei der Beschreibung der Morphotypen durch DAAMS (1974, S. 240 - 240) ist diese Musterkombination in den Morphotypen A, B und C mit aufgegangen; ein Zeichen wohl, in welch geringem Umfang es an den spanischen Fundstellen vorhanden war.

2.2.1.2 Pseudodryomys simplicidens DE BRUIJN 1966

(Taf. IV, Fig. 9 - 22)

Material:

Schnaitheim: 1940 V

Schönenberg: 1966 IX

Maße: siehe Anhang und Diagramm 26 und 27

Holotypus: M^1 li., Valdemoros III B, DE BRUIJN, 1966, Taf. II, Fig. 8, 9

Original-Artdiagnose:

Pseudodryomys with cheek teeth that are slightly larger than those of the previous species. The dental pattern is very simple. The M^{1-2} have neither centrolophs nor extra ridges. M_3 is reduced. M_1 smaller than M_2 .

Kurzbeschreibung des Materials:

Schnaitheim:

Unterkiefer: (siehe auch S. 144)

P_4 : nicht überliefert

M_1 : 1 x Morphotyp M (Taf. IX, Fig. 9)

M_2 : 4 x Morphotyp M, 1 x Morphotyp L (Taf. IX, Fig. 10)

M_3 : 2 x Morphotyp U, 2 x Morphotyp T (Taf. IX, Fig. 11)

Oberkiefer: (siehe auch S. 146)

P^4 : 4 x wie Abb. 15, Taf. IV in DE BRUIJN, 1966 (Taf. IX, Fig. 12, 14)

M^1 : 5 x Morphotyp F, 1 x Morphotyp D (Taf. IX, Fig. 12, 13, 15)

M^2 : 2 x Morphotyp F (Taf. IX, Fig. 16)

M^3 : 3 x Morphotyp Z (Taf. IX, Fig. 17)

Bemerkungen:

Die hier angeführten Morphotypen sind der Arbeit von DAAMS, 1974, über spanische Pseudodryomys-Formen entnommen. Entsprechend seinen Tab. 7, 8, 12 sowie Taf. 2 und 4 fanden sich an den unteren und oberen Molaren nur die einfach gebauten Zahntypen, die ohne Zweifel zur Art simplicidens zu rechnen sind. An den unteren Molaren überwiegt der einfachste Morphotyp M bzw. U und T, denen Zusatzgrate fehlen, an den oberen Molaren der Morphotyp ohne Centrolophe und ohne Zusatzgrate. Morphotypen, die zu Pseudodryomys ibericus zu rechnen wären, sind in Schnaitheim nicht vorhanden. Die Grössenverhältnisse der Zähne des Ober- und Unterkiefers aus Schnaitheim entsprechen denen der Exemplare aus Villafeliche II A.

Schönenberg:

Unterkiefer: (siehe auch S. 144)

P_4 : nicht überliefert

M_1 : 1 x Morphotyp M (Taf. IX, Fig. 18)

M_2 : 1 x Morphotyp M (Taf. IX, Fig. 19)

M_3 : nicht überliefert

Oberkiefer: (siehe auch S. 146)

P^4 : nicht überliefert

M^1 : 2 x Morphotyp F (Taf. IX, Fig. 20)

M^2 : 2 x Morphotyp F (Taf. IX, Fig. 21)

M^3 : 1 x Morphotyp Y, 3 x Morphotyp Z (Taf. IX, Fig. 22)

Bemerkungen:

Von den insgesamt 53 Exemplaren, die der Gattung Pseudodryomys zuzuordnen sind, gehören die angeführten 10 Zähne aufgrund ihres einfachen Zahnmusters zur Art simplicidens (Morphotypen M und F). Die unteren Molaren entsprechen in ihren Größen den Exemplaren aus Schnaitheim, die oberen Molaren sind im Durchschnitt etwas breiter.

Zusammenfassung:

Die Fundstelle Schnaitheim ist die bisher älteste und einzige Fundstelle unter den süddeutschen Spaltenfüllungen, an

der die Art Pseudodryomys simplicidens auftritt. Dies erscheint umso überraschender, da von DE BRUIJN (1966, S. 86 - 87) in der Evolution der Arten ibericus - simplicidens eine Reduktion des Zahnmusters festgestellt wurde und in zeitlich adäquaten Faunen Spaniens, wie Villafeliche II A und Bunol, beide Arten vorhanden sind. "No se puede concebir ninguna población tipológicamente "pura"." Eine "reine" simplicidens-Form wirkt daher in Schnaitheim - es sind keine Molaren vorhanden, die eventuell mit der Art ibericus hätten verwechselt werden können - umso seltsamer.

Der klare Befund einer simplicidens-"Population" in der ältesten der vier Fundstellen (Schnaitheim, Adelschlag, Hesselohe, Schönenberg), ein spärliches Auftreten von ibericus in den jüngeren Fundstellen Hesselohe, Adelschlag und Eitensheim und ein gemeinsames Auftreten von simplicidens und ibericus an der noch jüngeren Lokalität Schönenberg, an der beide Arten dem Zahnmuster nach eindeutig als die eine oder andere Art zu identifizieren ist, spricht nicht gerade für die Reduktionstheorie von DE BRUIJN.
Von drei Arten der Gattung Pseudodryomys (robustus, ibericus, simplicidens) ist nur in einer einzigen Spaltenfüllung, nämlich Schnaitheim MN 4, die Art simplicidens vorhanden. In den jüngeren Molassefundstellen Adelschlag, Hesselohe und Schönenberg MN 5 findet sich die Art ibericus, an letzterer Lokalität gemeinsam mit simplicidens. Beide Arten sind ohne Schwierigkeiten voneinander zu trennen und unterscheiden sich von anderen, gleichzeitig auftretenden Formen wie etwa Miodyromys hamadryas hamadryas in Morphologie und Größe.

Der eindeutige Befund einer "reinen simplicidens-"Population" in der ältesten der vier Fundstellen, ein gemeinsames Auftreten von ibericus und simplicidens mit konstantem Zahn-

muster an der jüngeren Fundstelle läßt im Zusammenhang mit den Befunden von DAAMS, 1974, eher auf zwei verschiedene Arten schließen als auf eine graduelle Vereinfachung des Zahnmusters von ibericus nach simplicidens, wie es von DE BRUIJN (1966, 1974) vertreten wurde.

2.2.2 Gattung Miodyromys KRETZOI, 1943

Typusart: Dryomys hamadryas in STROMER, 1928;

Typlokalität: Großlappen bei München

Original-Gattungsdiagnose: siehe KRETZOI, 1943, S. 272

Weitere Diagnose: siehe BAUDELOT, 1972, S. 328

Erweiterte Gattungsdiagnose:

Mittelgroße Gliriden mit konkaver Kaufläche, M^{1-2} mit sechs Hauptgraten, darunter einem langen Vorderen und einem kürzeren Hinteren Centroloph. Verbindungen dieser beiden Grate untereinander oder mit den Zusatzgraten innerhalb des Trigons möglich, doch nie eine gemeinsame Verbindung zum Mittelteil des Metalophs. Anzahl der Zusatzgrate nur innerhalb des Trigons 0 - 3 (je einer zwischen den Hauptgraten). Anteroloph und Posteroloph am Labialrand isoliert. Protoloph und Vorderer Centroloph am Labialrand verbunden oder isoliert. Protoloph am Lingualrand über das Metaloph nach hinten reichend und i.d.R. mit dem Posteroloph verbunden. M_{1-3} zwei- oder dreiwurzelig, fünf Hauptgrate und mindestens ein, höchstens vier Zusatzgrate vorhanden, Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid kräftiger und länger als die übrigen.

Problemstellung:

Anläßlich der Beschreibung eines Muscardiniden aus dem ungarischen Miozän wurde von KRETZOI (1943, S. 272) im Begleit-

text erstmals der Gattungsname Miodyromys erwähnt. "Es wird sich überhaupt empfehlen, diesen besondern Typ als M i o d y r o m y s (n. g.) separat zu behandeln." Damit ist nach seiner Auffassung die lingual und labial isolierte Parastylleiste (Anteroloph) und die labial isolierte, aber lingual mit dem Protoloph verbundene Metastylleiste (Posteroloph) des Dryomys hamadryas (MAJOR) aus dem Flinz von Großlappen angesprochen, der von STROMER (1928, 1940) beschrieben wurde. Da neben zwei bezahnten Unterkiefern nur ein einziger, oberer Molar (siehe auch Taf. XVIII, Fig. 3) vorlag, war die Errichtung einer neuen Gattung - basierend auf einem allgemeinen Merkmal des lingual frei endenden Anterolophs und des lingual mit dem Protoloph verbundenen Posterolophs - kühn gewählt.

Der Vorschlag von KRETZOI wurde von BAUDELOT 1972 bei der Beschreibung der Art M. aegercii wieder aufgegriffen. Sie schlägt als Typusart der Gattung Miodyromys den von STROMER (1928, Taf. II, Fig. 7, 8) abgebildeten oberen Molaren und den bezahnten Unterkiefer vor. Als Holotyp der neuen Art aegercii aus Sansan wird aus eben dieser Fundstelle ein M^1 gewählt. Trotz gemeinsamer zahnmorphologischer Merkmale wurden die Formen aus Sansan und dem Münchner Flinz wegen ihrer Größenverhältnisse nicht zur gleichen Art gestellt. In der Gattungsdiagnose von BAUDELOT wird erneut das von KRETZOI gegebene Merkmal wieder verwendet: ".... un antéroloph libre et un postéroloph uni au protocône."

Nachdem auch durch ENGESSER (1972, S. 227) aus Anwil zwei zahnmorphologisch ähnliche Formen als Gliride VIII und Pseudodryomys hamadryas ? beschrieben und deren verwandtschaftliche Beziehungen zu Eliomys hamadryas MAJOR 1899 aufgezeigt wurden, aber exakte Gattungs- und Differentialdiagnosen mit Rücksicht auf geplante Publikationen unterblieben, war eine Neuordnung der bislang beschriebenen Formen unumgänglich.

Ein weiteres, allgemeines Merkmal der BAUDELOT'schen Differentialdiagnose war auch bei der Beschreibung von Pseudodryomys aff. ibericus aus Rubielos de Mora (DE BRUIJN & MOLTZER, 1974) der Anlaß, die Unterschiede der Gattungsdefinitionen von Miodyromys und Pseudodryomys nochmals aufzugreifen, da das von BAUDELOT (1972, S. 330) angeführte Merkmal "Elle (Miodyromys) diffère de Pseudodryomys par le protoloph et le métaloph qui s'unissent separement au bord interne." der Artdefinition von Pseudodryomys ibericus ebenfalls gerecht geworden wäre.

Schon bei der Durchsicht der Miodyromys-Formen von Goldberg und Steinberg war klar, daß die auf einer geringen Anzahl von Exemplaren beruhenden Art- und Gattungsdiagnose BAUDELOTS für Miodyromys nicht ausreichen würde, zumal noch zwei unterschiedlich große Formen aus den Spaltenfüllungen und der Oberen Süßwassermolasse hinzukamen.

Die hier aus Gründen der besseren Übersicht nur angedeuteten und komplizierten Beziehungen bzw. Synonymverhältnisse werden bei der Diskussion der jeweiligen Arten nochmals im einzelnen aufgeführt.

2.2.2.1 Miodyromys hamadryas hamadryas (MAJOR, 1899)

(Taf. XII, Fig. 1 - 12)

1899 Eliomys hamadryas MAJOR - MAJOR, S. 495 - 499

1958 Dryomys Nr. 2 - MEIN, S. 72 - 73, partim

1966 Dryomys hamadryas MAJOR - DE BRUIJN, S. 8

1971 Peridyromys cf. hamadryas (MAJOR) - ANTUNES & MEIN, S. 342 - 343, Taf. III, Fig. 24 - 27

1972 Pseudodryomys hamadryas (MAJOR, 1899) ? (Gliride IX) - ENGESSER, S. 229 - 230, Abb. 85

Holotypus: MAJOR, 1899, S. 495 - 499, kleineres der beiden Stücke
M 5298 a, Unterkiefer mit M_{1-2}

Typlokalität: La Grive (MN 8)

Paratypen: Schönenberg 1966 IX

Maße: siehe Anhang

Material: Langenmosen: 1951 XXVII
Eitensheim: 1956 XVIII
Adelschlag: 1956 XIX
Hesselohe: 1950 XXXI
Schönenberg: 1966 IX

Unterartdiagnose:

Mittelgroße Unterart der Gattung Miodyromys, kleiner als die Art aegercii. P_4 einwurzelig, ohne Zusatzgrat in der Hinterhälfte. M_{1-3} mit bis zu maximal vier Zusatzgraten (je einer zwischen den Hauptgraten), der zwischen Mesolophid und Posterolophid immer kräftiger und länger als die übrigen. M_1 zweiwurzelig und i.d.R. ohne Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid. M_{2-3} dreiwurzelig. P^4 mit vier Hauptgraten und einem Mittelgrat, i.d.R. als Hinterer Centroloph ausgebildet. M^{1-3} stets mit einem längeren, Vorderen und einem kürzeren, Hinteren Centroloph. Maximal bis zu drei Zusatzgrate innerhalb des Trigons vorhanden. Am M^1 nie Verbindung zwischen hinterem Zusatzgrat und Hinterem Centroloph. Am M^2 immer Vorderer Zusatzgrat vorhanden.

Beschreibung:

Oberkiefer: (siehe auch S. 156)

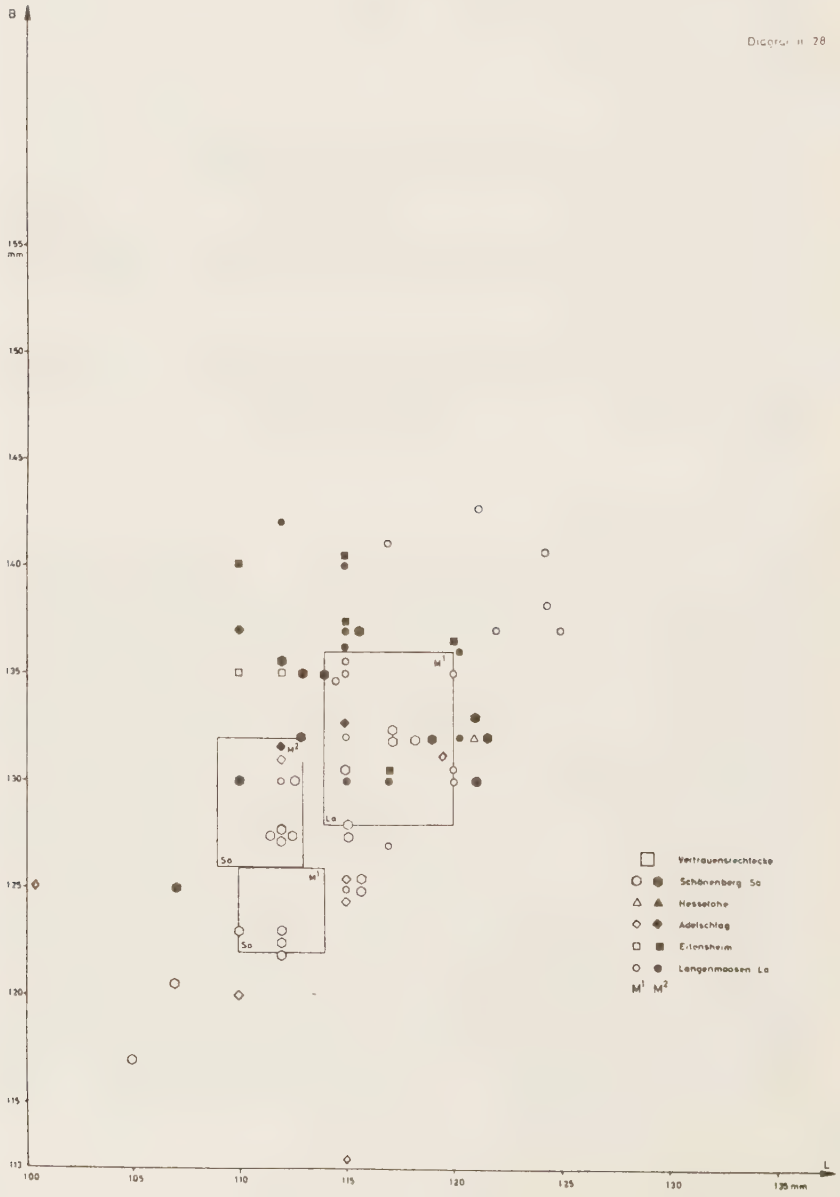
P^4 : Schönenberg 1966 IX 56 Taf. XII, Fig. 7

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist oval, er ist deutlich breiter als lang. Zu den vier Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph tritt ein weiterer, schwächer angelegter Grat, der labial am Fuße des Metaconus beginnt und somit als Hinterer Centroloph aufzufassen ist. Die vier Hauptgrate sind an ihren Labialenden voneinander isoliert, die beiden mittleren deutlich an ihren Labialenden verdickt. Am Lingualrand sind Anteroloph und Posteroloph deutlich von der Verbindung Protoloph - Metaloph abgesetzt.

M^1 : Schönenberg 1966 IX 57 Taf. XII, Fig. 8

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist gerundet-quadratisch, mit Ausnahme einer lingualen Einbuchtung am Labialrand. Die Depressionsachse der konkaven Kaufläche verläuft von der Mitte des Kronenvorderrandes schäg nach hinten labial und endet am Kronenhinterrand auf der Höhe des labialen Drittels der Zahnbreite. Neben den sechs Graten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph findet sich noch ein kurzer, isolierter Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Anteroloph und Protoloph sind in ihrem Lingualbereich nach schräg vorne geneigt und stehen erst nach Passieren der Depressionsachse senkrecht zur Zahnlängsachse. Ebenso schräg verlaufen Zusatzgrat, Vorderer Centroloph und Hinterer Centroloph sowie die labialen Bereiche von Metaloph und Posteroloph, welche nach der Depressionsachse folgen. Am Lingualrand ist nur der Anteroloph deutlich isoliert, Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind miteinander verbunden. Am Labialrand sind

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Miodyromys hamsteryas hamadryas (MAJOR) an den Fundstellen Langenmoosen, Eltensheim, Adelschlag, Hesse ohe und Schonenberg



Anteroloph und Posteroloph isoliert, Protoloph und Vorderer Centroloph durch eine Furche getrennt, aber Hinterer Centroloph und Metaloph miteinander verbunden.

M^2 : Schönenberg 1966 IX 59 Taf. XII, Fig.10

Die Hauptunterscheidungsmerkmale im Vergleich zum M^1 sind an diesem Exemplar deutlich ausgeprägt. Die Hinterhälfte des Zahnes ist gegenüber seiner Vorderhälfte leicht reduziert und etwas weniger breit. Der linguale Bereich der Verbindung Protoloph - Metaloph und Posteroloph beansprucht die Hälfte der lingualen Kronenbreite und der Protoloph weist dadurch nach labial einen deutlichen Knick auf. Der hintere Zusatzgrat ist deutlich kürzer als der vordere. Am Labialrand sind die Grate Anteroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph voneinander isoliert, am Lingualrand nur der Anteroloph.

M^3 : Schönenberg 1966 IX 61 Taf. XII, Fig.12

Durch den schräg nach lingual verlaufenden Labialrand des dreiwurzeligen Zahnes entsteht ein trapezförmiger Umriß. Entsprechend nimmt die Länge der Hauptgrate von vorne nach hinten ab. Neben den vier Hauptgraten sind zwei Centrolophe und drei Zusatzgrate vorhanden. An vorliegendem Exemplar ist der Hintere Centroloph länger als der Vordere. Letzterer mündet etwas unterhalb der Mitte der Zahnbreite in den Hinteren Centroloph. Der Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph ist länger als der zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Ein dritter kurzer Zusatzgrat - nahe dem Hinteren Centroloph im Zahnlängstal - vervollständigt die Zahl der Grate. Am Labialrand der Zahnkrone sind alle Grate voneinander getrennt, am Lingualrand nur der Anteroloph. Hier sind Protoloph, Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden.

Unterkiefer: (siehe auch S. 159)

P_4 : Schönenberg 1966 IX 50 Taf. XII, Fig. 1

Der gerundet-dreieckige, einwurzelige Zahn verschmälert sich kontinuierlich von vorne nach hinten. Die Vorderhälfte des Zahnes ist in Form einer arabischen Drei angelegt, deren labialer Halbkreis geschlossener gehalten ist als ihr lingualer, bestehend aus Anterolophid und Metalophid. Es ist unklar, welchem Grat das labiale Grätchen entspricht.

M_1 : Schönenberg 1966 IX 51 Taf. XII, Fig. 2

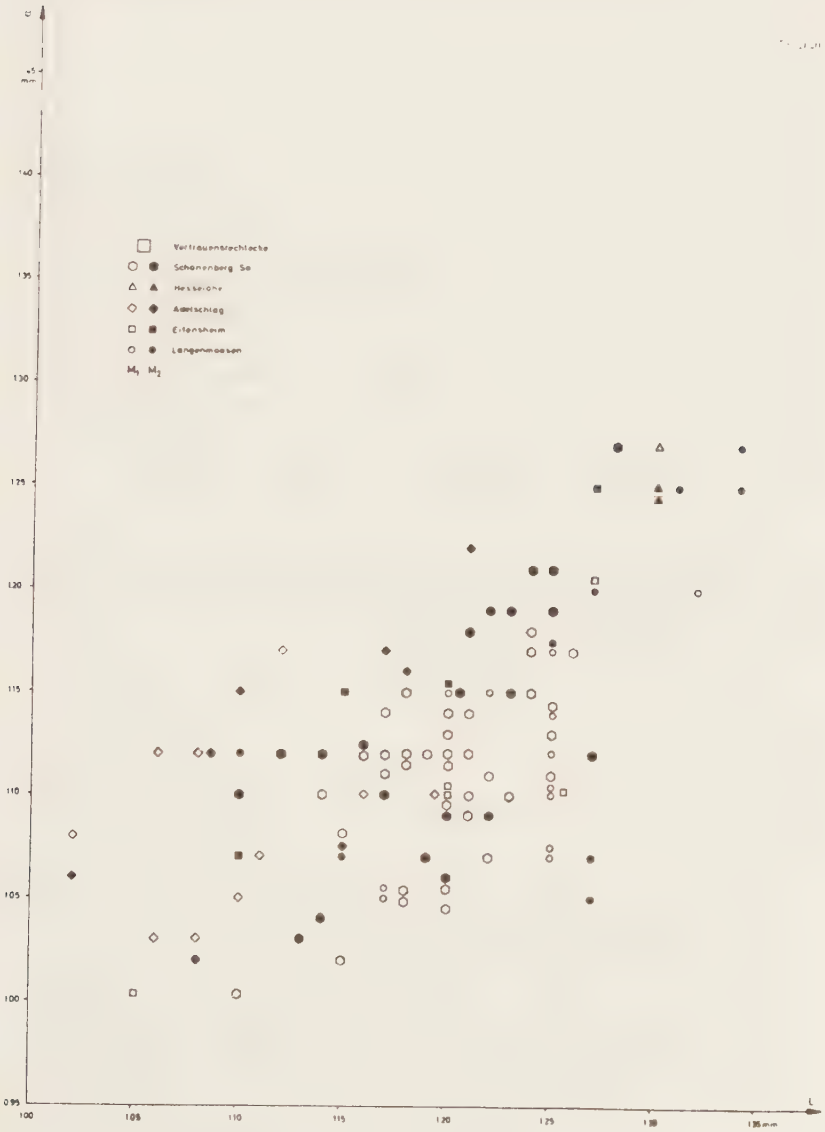
Der Umriß des zweiwurzeligen Zahnes ist beinahe rechteckig-gerundet, seine Vorderbreite ist nur um wenig geringer als seine Hinterbreite. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid finden sich noch drei Zusatzgrate. Je einer steht zu beiden Seiten des Centrolophides - der vordere kürzer als der unterbrochene hintere -, der dritte und längste liegt zwischen Mesolophid und Posterolophid. Alle drei Zusatzgrate sind deutlich niedriger und dünner als die Hauptgrate. Das Centrolophid ist etwa zwei Drittel der Zahnbreite lang und bildet mit dem Vorderen Lingualrand fast einen rechten Winkel, ebenso wie das Metalophid. Am Lingualrand sind die drei ersten sowie die beiden letzten Hauptgrate miteinander verbunden, am Labialrand nur die beiden ersten.

M_2 : Schönenberg 1966 IX 53 Taf. XII, Fig. 4

Der Umriß des vermutlich dreiwurzeligen Zahnes ist aufgrund der reduzierten Hinterhälfte subtrapezoedrisch. Seine Vorderbreite ist deutlich größer als seine Hinterbreite. Bis auf den fehlenden Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid entspricht die Anzahl der Grate denen des oben beschriebenen M_1 . Von den beiden Zusatzgraten ist der lingualständi-

Langen-Breiten-Diagramm der $M_{1,2}$ von Miodyromys hamadryas hamadryas (MAJOR) an den Fundstellen Langenmoosen, Eitensheim, Adelschlag, Hesselohe und Schonenberg

Tabelle 29



ge vor dem Centrolophid nur halb so lang wie der im hinteren Quertal. Die Länge des Centrolophides und die Gratverbindungen am Lingual- und Labialrand entsprechen genau dem M_1 .

M_3 : Schönenberg 1966 IX 55 Taf. XII, Fig. 6

Noch deutlicher als am M_2 ist hier die Hinterhälfte des Zahnes im Bereich der Lingualhälfte reduziert, weil die Grate Mesolophid und Posterolophid am Lingualrand nicht wie bei M_{1-2} bogenförmig, sondern spitzwinkelig aufeinandertreffen. Neben den bereits bekannten fünf Hauptgraten findet sich je ein Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid, wobei letzterer wieder deutlich länger und kräftiger gebaut ist. Die Verbindungen der Grate am Lingualrand entsprechen denen des M_{1-2} , nur am Labialrand ist das Anterolophid vom Metalophid durch eine markante Furche getrennt.

Merkmalsveränderungen an Miodyromys hamadryas hamadryas innerhalb der Fundstellen Langenmoosen - Eitensheim - Adelschlag - Hesselohe - Schönenberg

Oberkiefer:

P^4 : 7 - 1 - 4 - 4 - 8 (N) (Anzahl der ausgewerteten Exemplare jeder Fundstelle)

Bemerkenswert ist die Konstanz der Gratbildung der Exemplare an allen Fundstellen. Der dreiwurzelige Zahn, dessen Anteroloph von unterschiedlicher Länge sein kann (knopfförmige Verdickung - halbe Länge der Zahnbreite), zeigt neben den vier Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph immer einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Metaloph, der in den seltensten Fällen frei steht, sondern meistens eine

Neigung zum Metacon aufweist, so daß er auch als Hinterer Centroloph zu interpretieren wäre. Die aus Schönenberg und Eitensheim überlieferten D^4 zeigen bis auf die deutlich abgespreizte labiale Vorderwurzel und die zugespitzte Lingualhälfte des Zahnes keine Unterschiede zu den P^4.

P^1 : 12 - 2 - 7 - 1 - 26 (N)

I. Anzahl und Ausbildung der Zusatzgrate

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:

In 91,66 % aller Fälle ist er in Langenmoosen vertreten, in Eitensheim an zwei von drei Exemplaren, in Adelschlag an allen Molaren. In Hesselohe tritt er am einzigen Molar und in Schönenberg zu 73,68 % auf.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph:

Er ist in Langenmoosen nur zu 16 % vertreten und fehlt in Eitensheim. Während er in Adelschlag an drei von sieben Exemplaren zu beobachten ist und in Hesselohe fehlt, steigt sein Anteil in Schönenberg auf 42,10 %.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:

Nur zu 33 % tritt dieser Grat in Langenmoosen auf, fehlt in Eitensheim und ist in Adelschlag an vier von sieben Exemplaren vertreten. Er fehlt wiederum in Hesselohe und ist in Schönenberg nur zu 5,26 % zu beobachten.

II. Gratverbindungen zwischen den Zusatzgraten und den beiden Centrolophen:

a) Verbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph:

Eine solche Gratverbindung existiert an keiner der fünf Fundstellen.

b) Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph:

Sie ist in 8,33 % aller Fälle in Langenmoosen vertreten und fehlt in Eitensheim, Adelschlag und Hesselohe. Ihr Anteil in Schönenberg ist mit 10,52 % gering.

c) Verbindung Hinterer Zusatzgrat - Hinterer Centroloph:

Diese Verbindung fehlt an allen fünf Fundstellen.

III. Ausbildung der Labialrandverbindung:

a) Protoloph - Vorderer Centroloph:

Zu 83,33 % sind in Langenmoosen Protoloph und Vorderer Centroloph durch eine mehr oder weniger deutliche Furche voneinander getrennt. In Eitensheim ist dies an einem von zwei Exemplaren, in Adelschlag an drei von sieben Molaren zu beobachten. In Hesselohe tritt eine Trennung der beiden Grate am einzigen Exemplar auf und in Schönenberg zu 26,31 %.

b) Hinterer Centroloph - Metaloph:

Eine Trennung der beiden Grate ist in Langenmoosen zu 8,33 % vertreten, sie fehlt in Eitensheim, ist aber in Adelschlag an drei von sieben Exemplaren zu beobachten. Sie ist an dem einzigen Exemplar in Hesselohe zu erkennen und in Schönenberg an 10 % der Molaren vertreten.

IV. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen

Wie am M^1 , so unterliegt auch am M^2 die durchschnittliche Anzahl der Zusatzgrate - bedingt durch die unterschiedlichen N-Zahlen - großen Schwankungen. (1,44/1,0/2,0/--/1,91). Berücksichtigt man nur die beiden bestbelegten Fundstellen Langenmoosen und Schönenberg (ersten und letzten Wert), so ist innerhalb der zeitlichen Abfolge eine Zunahme zu verzeichnen.

V. Größenverhältnisse

Die L/B-Verhältnisse der M^1 unterliegen ebenfalls großen Schwankungen (1,12/1,24//1,11/1,35//1,12/1,23// 1,12/1,32//1,14/1,24). Berücksichtigt man nur die best belegten Fundstellen (erster und letzter Wert), so ergeben sich keine Größenunterschiede. (S. 158)

M^2: 9 - 4 - 3 - 0 - 12 (N)

I. Anzahl und Ausbildung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:

Er ist an allen Exemplaren aus Langenmoosen vorhanden, an drei von vier Molaren in Eitensheim und an allen Exemplaren in Adelschlag sowie Schönenberg.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph:

In Langenmoosen nur zu 11 % vertreten, in Eitensheim an einem von vier Exemplaren und in Adelschlag an einem von drei Molaren. In Schönenberg beträgt der Anteil 33,33 %.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:

Er ist in Langenmoosen zu 33,33 % vertreten und fehlt in Eitensheim. In Adelschlag ist er an zwei von drei Molaren zu beobachten und erreicht in Schönenberg mit 58,33 % ein Maximum.

II. Gratverbindungen zwischen den Zusatzgraten und den beiden Centrolophen:

a) Verbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph:

Sie ist in Langenmoosen zu 22,22 %, in Eitensheim an drei von vier Exemplaren und an zwei von drei Exemplaren in

Adelschlag zu beobachten. In Schönenberg erreicht sie mit 33,33 % einen Höhepunkt.

b) Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph:

Sie ist in Langenmoosen zu 22,22 % vertreten, in Eitensheim an einem von vier Exemplaren und in Adelschlag an zwei von drei. In Schönenberg beträgt sie nur 8,33 %.

c) Verbindung Hinterer Zusatzgrat - Hinterer Centroloph:

Sie fehlt in Langenmoosen, Eitensheim und Adelschlag und taucht erst in Schönenberg mit 8,33 % auf.

III. Ausbildung der Labialrandverbindung an Paraconus und Metaconus:

a) Protoloph - Vorderer Centroloph:

Beide Grate sind in Langenmoosen zu 66,66 % durch eine Furche voneinander getrennt; sie findet sich jedoch an keinem der Exemplare aus Eitensheim und Adelschlag und in Schönenberg nur zu 25 %.

b) Hinterer Centroloph - Metaloph:

In Langenmoosen besteht eine Trennung der beiden Grate nur zu 11 %. In Eitensheim und Adelschlag fehlt diese Trennung. Sie erreicht in Schönenberg ein Maximum mit 33,33 %.

IV. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen

Wie am M^1, so unterliegt auch am M^2 die durchschnittliche Anzahl der Zusatzgrate - bedingt durch die unterschiedlichen N-Zahlen - großen Schwankungen. (1,44/1,0/2,0/--/1,91). Berücksichtigt man nur die beiden

best belegten Fundstellen Langenmoosen und Schönenberg (der erste und der letzte Wert) so ist innerhalb der Zeitlichen Abfolge eine Zunahme zu verzeichnen.

b. Die L/B-Verhältnisse an den M^2 unterliegen ebenfalls großen Schwankungen (1,15/1,33//1,16/1,36//1,15/1,33//---//1,11/1,29). Berücksichtigt man nur die beiden best belegten Fundstellen (erster und letzter Wert), so ergeben sich keine Größenunterschiede. (S. 158)

M^3 : Da der M^3 sich in der Regel und auch in diesem Falle als der variabelst gebaute Zahn erweist, wird auf die Abweichungen seiner Morphologie nicht näher eingegangen. Es sei vermerkt, daß in jedem Falle ein Vorderer und Hinterer Centroloph vorhanden ist und die Anzahl der Zusatzgrate zwischen 1 - 3 betragen kann. Die Gratführung - besonders in seiner Hinterhälfte - ist deutlich unruhiger als bei seinen Vorgängern.

Unterkiefer:

P_4: 1 - 3 - 1 - 2 - 7 (N)

Die Vorderpartie des Praemolaren ist nach seiner morphologischen Ausbildung in drei verschiedene Muster eingeteilt.

a) in Form einer spiegelverkehrten arabischen Drei:
0 - 0 - 0 - 1 - 6 (N)

b) in Form eines offenen oder geschlossenen Kreises:
1 - 3 - 0 - 0 - 2 (N)

c) in Form eines Kreises mit Centrolophid:
0 - 0 - 0 - 1 - 0 (N)

M_1: 13 - 5 - 10 - 1 - 33 (N)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

Er fehlt in Langenmoosen und Eitensheim,ist an einem von zehn Exemplaren in Adelschlag vorhanden und fehlt in Hesselohe. In Schönenberg ist er nur zu 5,40 % vorhanden.

b) Zusatzgrad zwischen Metalophid und Centrolophid:

In Langenmoosen ist er mit einem Anteil von 76,92 % zu beobachten, in Eitensheim an vier von fünf Exemplaren und in Adelschlag an sieben von zehn. Er fehlt in Hesselohe und tritt in Schönenberg mit einer Häufigkeit von 94,59 % auf.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

In Langenmoosen zu 69,23 % vertreten, tritt er in Eitensheim an drei von fünf Exemplaren auf, in Adelschlag an sechs von zehn und fehlt in Hesselohe. In Schönenberg ist er zu 62,16 % vertreten.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

In Langenmoosen beträgt sein Anteil 84,16 %, in Eitensheim ist er an zwei von fünf Exemplaren vertreten, in Adelschlag immer vorhanden. Er fehlt in Hesselohe und erreicht in Schönenberg mit 94,59 % ein Maximum.

II. Zusatzgratdichte der Fundstellen und bevorzugte Kombinationen:

a) Sie beträgt in Langenmoosen 2,3 Zusatzgrate/Zahn, in Eitensheim 1,8, in Adelschlag 2,5, in Hesselohe 0 und in Schönenberg 2,3.

b) Die eindeutig häufigste Kombination an allen besser belegten Fundstellen ist ein Molar mit je einem Zusatzgrat zu beiden Seiten des Centrolophides und einem weiteren zwischen Mesolophid und Posterolophid.

III. Größenverhältnisse

Die L/B-Verhältnisse der M_1 unterliegen wohl auch wegen der unterschiedlichen N-Zahlen Schwankungen (1,23/1,11//1,19/1,10//1,09/1,08//1,20/1,27//1,20/1,10). Auffallend ist, daß die Zähne aus Adelschlag die durchschnittlich kleinsten Exemplare aller Fundstellen sind. Die Größendifferenz zwischen Langenmoosen und Schönenberg (den beiden best belegten Fundstellen) ist nicht signifikant. (S. 159)

M_2: 9 - 4 - 8 - 2 - 20 (N)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

In Langenmoosen ist er zu 11,11 % vertreten, er fehlt in Eitensheim und ist in Adelschlag an vier von acht Exemplaren vorhanden. Er fehlt in Hesselohe und erreicht in Schönenberg mit 40 % ein Maximum.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:

Sein Anteil beträgt in Langenmoosen 44,44 %. In Eitens-

heim ist er nur an einem von vier Exemplaren zu beobachten, in Adelschlag an fünf von acht und in Hesselohe an keinem der Exemplare. In Schönenberg erreicht der Anteil mit 60 % ein Maximum.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

In Langenmoosen ist er zu 11,11 % vertreten, er fehlt in Eitensheim und ist an drei von acht Exemplaren in Adelschlag zu beobachten. Er fehlt in Hesselohe und erreicht mit 30 % in Schönenberg ein Maximum.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

Sein Anteil beträgt in Langenmoosen 77,77 % und ist in Eitensheim an einem von vier Molaren zu beobachten. In Adelschlag taucht er an sieben von acht Zähnen auf, er fehlt in Hesselohe und erreicht in Schönenberg mit 95 % ein Maximum.

II. Zusatzgratdichte der Fundstellen und bevorzugte Kombinationen:

a) Die Zusatzgratdichte für Langenmoosen beträgt 1,55, für Eitensheim 0,5, für Adelschlag 2,3, in Hesselohe 0 und in Schönenberg 2,25.

b) Eine bevorzugte Kombination, wie sie am M_1 zu beobachten ist, fehlt am M_2.

III. Größenverhältnisse

Auch die L/B-Verhältnisse der M_2 unterliegen infolge der unterschiedlichen N-Zahlen Schwankungen (1,24/1,17//1,18/1,15//1,12/1,12//1,23/1,18//1,20/1,12). Auch hier sind die Molaren aus Adelschlag die durchschnittlich kleinsten Zähne aller Fundstellen. Die Größendifferenz zwischen den beiden best belegten Fundstellen Langenmoosen und Schönenberg ist nicht signifikant. (S. 159)

M₃: 1 - 1 - 7 - 1 - 1 (1)

Während in Langenmoosen alle drei Molaren nur den hintersten Zusatzgrat besitzen, zeigen in Adelschlag nur vier von sieben diesen Grat, zwei Exemplare sind ohne Zusatzgrat und einer weist einen zweiten Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid auf. Der einzige Molar aus Hesselohe ist ohne Zusatzgrat. Von zehn Exemplaren aus Schönenberg ist einer ohne Zusatzgrat, drei zeigen nur den hintersten und sechs jeweils den vordersten und den hintersten Zusatzgrat.

Zusammenfassung und Ergebnisse:

P^4: Die Konstanz der Gratbildung am oberen Praemolaren (vier Hauptgrate und ein Hinterer Centroloph) wird als Artmerkmal verwendet.

M^1: Während die längeren Zusatzgrate zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph sowie zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph in der Abfolge der Fundstellen einen Rückgang aufweisen, steigert sich der Anteil des kurzen, im Quertal zwischen den beiden Centrolophen gelegenen mittleren Zusatzgrates. Pauschal bedeutet dies einen Rückgang der Zusatzgrate allgemein von Langenmoosen nach Schönenberg.
Im Gegensatz zur Art Miodyromys aegercii sind an dieser Form keine Gratverbindungen der Zusatzgrate mit den beiden Centrolophen zu beobachten (Artmerkmal). Ein Rückgang der Trennung Protoloph - Vorderer Centroloph ist deutlich zu erkennen.

M^2: Die Konstanz des Auftretens des vorderen Zusatzgrates wird als Artmerkmal herangezogen. Eine Zunahme des mittleren und hinteren Zusatzgrates kann statistisch nicht

gesichert werden. Im Gegensatz zum M^1 treten am M^2 in untergeordnetem Maße Gratverbindungen zwischen den beiden Centrolophen und zwischen vorderem und hinterem Zusatzgrat auf.

P_4: Das Fehlen eines Zusatzgrates zwischen Mesolophid und Posterolophid wird als Artmerkmal herangezogen.

M_1: Von den vier auftretenden Zusatzgraten ist eine Steigerung nur für den zwischen Metalophid und Centrolophid festzustellen. Der vorderste Zusatzgrat fehlt in der Regel oder ist nur zu einem geringen Prozentsatz vorhanden.

M_2: Für alle Zusatzgrate ist von Langenmoosen nach Schönenberg ein leichter Anstieg der Prozentzahlen festzustellen. Eine bevorzugte Kombination, wie sie am M_1 festzustellen war, ist nicht vorhanden.

M_3: Auch für die letzten unteren Molaren ist von Langenmoosen nach Schönenberg eine leichte Steigerung der Zusatzgrate festzustellen.

Größenverhältnisse:

Von den fünf Molassefundstellen sind die Exemplare aus Adelschlag durchschnittlich die kleinsten, die aus Langenmoosen die größten.

Diskussion und nomenklatorische Bemerkungen zu den Unterarten bzw. Arten Miodyromys hamadryas biradiculus n. ssp., Miodyromys hamadryas hamadryas (MAJOR) und Miodromys aegercii BAUDELOT:

Wie schon bei ENGESSER (1972, S. 228) erwähnt und durch mündliche Mitteilung durch Herrn Mein aus Lyon bekannt ist, wurden von MAJOR, 1899, zwei verschieden große Formen aus La

Grive (bezahnte Unterkiefer) unter demselben Artnamen Eliomys hamadryas beschrieben. "Seither sind in La Grive umfangreiche Materialien gefunden worden, und damit lassen sich, wie mir P. MEIN aus Lyon mitteilt, schon allein nach der Größe eindeutig zwei Arten unterscheiden." (ENGESSER, 1972, S. 228). Da MAJOR's Holotyp für hamadryas in London unter der Nr. M 5298 als die kleinere Art von La Grive zählt, wurde sie nach damaliger nomenklatorischer Auffassung von ENGESSER mit Vorbehalt zur Gattung Pseudodryomys gerechnet. Die größere Form von Anwil - identisch mit der größeren Form aus La Grive - war mit Rücksicht auf spätere anstehende Publikationen als Gliride VIII nov. gen. et nov. spec. bezeichnet worden. Diese Form wurde durch BAUDELOT, 1972, aus Sansan als Miodyromys aegercii beschrieben.

Ähnliche Größenverhältnisse zahnmorphologisch nahestehender Formen wie in Anwil und La Grive fanden sich auch in der Molassefundstelle Schönenberg. Auch hier war die Art aegercii aufgrund ihrer Größe eindeutig zu identifizieren und daneben eine zweite, zahnmorphologisch ähnlich gebaute kleinere Form, die nach der Beschreibung von ENGESSER mit Pseudodryomys hamadryas? (MAJOR,1899) aus Anwil identisch zu sein scheint. Diese wird aufgrund des im Detail von Miodyromys hamadryas biradiculus abweichenden Zahnmusters und ihrer Größe als Nominat-Unterart Miodyromys hamadryas hamadryas abgetrennt.

Die entscheidenden Unterschiede der Unterarten liegen in der Anzahl der Wurzeln an den unteren Molaren und der Gratkonfiguration des P^4 . Während bei Miodyromys hamadryas biradiculus alle unteren Molaren nur eine Vorderwurzel besitzen und der P^4 einen Mittelgrat zeigt, der entweder als selbständiger Grat oder als Hinterer Centroloph zu identifizieren ist, ist an den Exemplaren von Miodyromys hamadryas hamadryas die Vorderwurzel der M_{2-3} geteilt und der Mit-

telgrat weist immer eine Längung und Neigung zum Metaconus (labialen Ende des Metalophs) auf, die ihn eindeutig als Hinteren Centroloph kennzeichnet. Die durchschnittliche Anzahl der Zusatzgrate an den oberen und unteren Molaren ist an den Exemplaren von Miodyromys hamadryas hamadryas höher (durchschnittlich ein Zusatzgrat mehr), am M^1 tritt in der Abfolge der Lokalitäten an den Molassefundstellen erstmalig der Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph auf, der am entsprechenden Zahn von Miodyromys hamadryas biradiculus in den Spaltenfüllungen fehlt.

Berücksichtigt man bei beiden Formen noch die Reihenfolge ihres Auftretens (stratigraphische Abfolge der Fundstellen), so ist anzunehmen, daß die Unterart hamadryas hamadryas aus hamadryas biradiculus, verbunden mit einer Wurzelteilung der unteren Molaren, einer Komplizierung des P^4 und einer durchschnittlichen Zunahme von Zusatzgraten und Größe hervorgegangen ist.

2.2.2.2 Miodyromys hamadryas biradiculus n. ssp.

(Taf. X, Fig. 1 - 24; Taf. XI, Fig. 1 - 12)

1950 Dryomys murinus (POMEL, 1854) - DEHM, S. 375 - 379, Abb. 60, 61, 62, 63, 65; non 64, 66, 67

1957 Dryomys murinus (POMEL) - SCHALK, S. 94 - 96, Taf. III, Fig. 1 - 3, Abb. 52 - 54, Taf. III, Fig. 7 - 8, Abb. 56 - 57; non Taf. III, Abb. 55

1960 Peridyromys murinus (POMEL) - TOBIEN, S. 11 - 13, Taf. I, Fig. 2 - 4

1974 Pseudodryomys aff. ibericus DE BRUIJN - DE BRUIJN & MOLTZER, S. 133 - 138, Taf. 1, Fig. 7 - [illegible], Taf. 2, Fig. 3 - [illegible]

Material: Bissingen: 1954 XII
Wintershof-West: 1937 II
Schnaitheim: 1940 V
Erkertshofen: 1962 XIX

Maße: siehe Anhang

Holotypus: li. Unterkieferast mit P_4 - M_3 , Original zu DE-[illegible], 1980, S. 376, Abb. 6C; (1937 II 1[illegible]1)

Typlokalität: Wintershof-West (MN 3)

Derivatio nominis: biradiculus = lat. zweiwurzelig, wegen der zweiwurzeligen unteren Molaren

Unterartdiagnose:
Kleine bis mittelgroße Art der Gattung Miodyromys. Einwurzelieger P_4 stets ohne Centrolophid und hinteren Zusatzgrat. Zweiwurzelige M_{1-3} mit mindestens einem Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid sowie bis zu maximal drei deutlich kleineren Zusatzgrätchen (je einer zwischen den übrigen Hauptgraten). M_1 stets ohne Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid. M_3 mit nie mehr als zwei Zusatzgraten. M^{1-2} stets mit nach dorsal über den Metaloph verlängertem Protoloph, Vorderer Centroloph stets länger als Hinterer Centroloph. M^1 mit maximal einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. M^3 mit meist längerem Hinterem Centroloph und Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph.

Zahnmorphologische Veränderungen an Miodyrcrys hamadryas biradiculus n. ssp. innerhalb der Fundstellenabfolge Bissingen - Wintershof-West - Schnaitheim - Erkertshofen

Unterkiefer:

P_4 : Bissingen (N = 14) - Wintershof-West (N = 5) - Schnaitheim (N = 17) - Erkertshofen (N = 9)

Die Vorderpartie des einwurzeligen Zahnes ist nach seiner Ausbildung in drei verschiedene Typen einzuteilen:

a) Vorderpartie in Form einer arabischen Drei: 10 - 1 - 8 - 2 (N)

b) Halbkreisförmig (vorne geschlossen): 3 - 1 - 5 - 7 (N)

c) Vollkreis: 0 - 2 - 3 - 1 (N)

An den Praemolaren aller Fundstellen fehlt ein Centrolophid. Mit Ausnahmen der Fundstelle Erkartshofen ist der Typ a) der häufigste.
An allen vier Fundstellen besteht die Hinterhälfte des Praemolaren aus Mesolophid und Posterolophid; ein Zusatzgrat ist nie vorhanden.

M_1 : Bissingen (N = 15) - Wintershof-West (N = 17) - Schnaitheim (N = 29) - Erkertshofen (N = 14)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid: Dieser Zusatzgrat tritt an keiner der vier Fundstellen auf.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid: Er ist in Bissingen zu 66 %, in Wintershof-West zu

47,2 %, in Schnaitheim zu 51,8 % und in Erkertshofen zu 46,2 % vorhanden.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid: Er findet sich in Bissingen zu 60 %. Sein Anteil fällt in Wintershof-West auf 47,2 % und auf 10 % in Schnaitheim ab, steigt aber in Erkertshofen auf 61 %.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid: Während er in Bissingen noch an allen Molaren vorhanden ist, tritt er in Wintershof-West noch zu 90 %, in Schnaitheim zu 88,2 % und in Erkertshofen zu 92,3 % auf.

II. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen:

a) Die Zusatzgratdichte - vor allem beeinflußt von der Anwesenheit oder dem Fehlen des hintersten Zusatzgrates - sinkt von Bissingen mit 2,0 auf 1,8 in Wintershof-West und Schnaitheim mit 1,7 und steigt in Erkertshofen auf 2,0.

b) Während in Bissingen noch an acht Exemplaren die Kombination - CER_1 , CER_2PER auftritt, ist in Wintershof-West achtmal - - - PER vorhanden. In Schnaitheim 14 Exemplare mit - - - PER, 12 Exemplare mit - CER_1 - PER und nur drei Molaren mit der Kombination - $_1$ CER_2 PER. In Erkertshofen tritt die Kombination - - - PER fünfmal und - CER_1 CER_2 PER sechsmal auf.

III. Größenverhältnisse

Mit den Durchschnittsmaßen 1,18/1,10 (L/B) in Bissingen und 1,16/1,12 in Wintershof-West sind die Größenverhältnisse an beiden Fundstellen annähernd gleich. Die

M_2 : Bissingen (N = 8) - Wintershof-West (N = 11)
Schnaitheim (N = 24) - Erkertshofen (N = 10)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

Er ist an allen Fundstellen relativ selten vorhanden. Er fehlt in Bissingen und ist in Wintershof-West zu 9,1 % vorhanden, fehlt in Schnaitheim und findet sich in Erkertshofen ebenfalls zu 9,1 %.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:

Sein Anteil fällt von 62,5 % in Bissingen auf 45,5 % in Wintershof-West und beträgt in Schnaitheim und Erkertshofen nur mehr 18,2 %.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

Er beträgt in Bissingen 62,5 % und fällt in Wintershof-West auf 27,3 %. In Schnaitheim beträgt sein Anteil 33,3 % und in Erkertshofen 90,9 %.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

Während er in Bissingen noch an allen Molaren vorhanden ist, tritt er in Wintershof-West noch zu 90 %, in Schnaitheim zu 88,23 % und in Erkertshofen zu 92,30 % auf.

II. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen:

a) Die Zusatzgratdichte fällt konstant von 2,25 in Bissingen auf 1,81 in Wintershof-West auf 1,45 in Schnaitheim und 1,18 in Erkertshofen.

b) Die häufigste Kombination in Bissingen ist - CER_1 CER_2 PER mit vier Exemplaren, in Wintershof-West mit fünf Exemplaren - - - PER, in Schnaitheim mit 12 Exemplaren - - - PER und in Wintershof-West mit sieben Exemplaren - - - PER.

III. Größenverhältnisse

Im Gegensatz zu den M_1 ergibt sich hier eine Größenzunahme der M_2 von Bissingen mit 1,19/1,18 (L/B) nach Wintershof-West mit 1,23/1,22. In Schnaitheim ist mit 1,13/1,12 und Erkertshofen mit 1,11/1,10 ein deutlicher Größenabfall festzustellen.

M_3 : Bissingen (N = 3) - Wintershof-West (N = 8)
Schnaitheim (N = 17) - Erkertshofen (N = 24)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:
Er ist an keinem der drei Exemplare aus Bissingen vorhanden, findet sich an drei von acht Molaren aus Wintershof-West, zu 23,5 % in Schnaitheim und fehlt in Erkertshofen.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:
Er findet sich an einem von drei Exemplaren in Bissingen, an einem von acht in Wintershof-West, in Schnaitheim zu 5,9 % und an keinem der Exemplare in Erkertshofen.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:
Er findet sich an einem von drei Exemplaren in Bissingen, an einem von acht in Wintershof-West, fehlt aber in Schnaitheim und Erkertshofen.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:
Mit Ausnahme von Schnaitheim - sein Anteil beträgt dort nur 76,4 % - ist er an ellen anderen Fundstellen zu 100 % vorhanden.

II. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen:

a) Die Zusatzgratdichte beträgt in Bissingen 1,66, steigt in Wintershof-West geringfügig auf 1,75, fällt in Schnaitheim auf 1,05 und in Erkertshofen auf 1,00.

b) In Bissingen tritt an zwei von drei Exemplaren die Kombination - - - PER auf, in Wintershof-West an vier Exemplaren, in Schnaitheim an neun und in Erkertshofen an vierzehn Exemplaren.

Oberkiefer:

P^4 : Bissingen (N = 6) - Wintershof-West (N = 1)
Schnaitheim (N = 15) - Erkertshofen (N = 3)

Das konstante Muster mit vier Hauptgraten (Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph) ist nur in der Gestaltung des Mittelgrates variabel. Er ist entweder als selbständiger isolierter Grat im Tal zwischen Protoloph und Metaloph zu beobachten oder zeigt eine Neigung zum Metacon, an dessen Innenseite er beginnt. Das Verhältnis dieser beiden Typen ist folgendes:
Selbständiger isolierter Grat : Hinterer Centroloph :
In Bissingen 2 : 3, in Wintershof-West 1 : 0, in Schnaitheim 3 : 12 und in Erkertshofen 2 : 1.

M^1 : Bissingen (N = 13) - Wintershof-West (N = 6) -
Schnaitheim (N = 28) - Erkertshofen (N = 10)

I. Anzahl und Ausbildung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph: Sein Anteil beträgt in Bissingen noch 62,2 %, er ist in Wintershof-West an zwei von sechs Exemplaren vorhanden, sein Anteil sinkt in Schnaitheim auf 35,7 % und in Erkertshofen auf 40 %.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph:
Er fehlt an allen Fundstellen.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:
Bis auf ein einziges Exemplar in Schnaitheim ist er an allen anderen Fundstellen nicht vertreten.

II. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen:

Nachdem an allen Exemplaren der Fundstellen nur jeweils ein Zusatzgrat vorhanden ist, bleibt die Zusatzgratdichte konstant bei 1,00.
Die bevorzugte Kombination besteht aus einem Zahnmuster mit sechs Hauptgraten und einem Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph.

III. Gratverbindungen zwischen den beiden Centrolophen sowie dem Vorderen Centroloph und dem Vorderen Zusatzgrat:

a) Verbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph:
Eine derartige Verbindung tritt an keiner der Fundstellen auf.

b) Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph:
Ihr Anteil ist mit 7,7 % in Bissingen gering, fehlt in Wintershof-West, ist in Schnaitheim zu 10,7 % vorhanden und in Erkertshofen zu 10 %.

c) Verbindung Hinterer Centroloph - Hinterer Zusatzgrat:
Eine derartige Verbindung, die aufgrund des Zahnmusters nur in Schnaitheim möglich wäre, fehlt.

IV. Ausbildung der Labialrandverbindungen:

a) Protoloph - Vorderer Centroloph:
Die beiden Grate sind entweder durch eine Furche von-

einander getrennt oder schleifenförmig verbunden. Während in Bissingen und Wintershof-West noch eine furchenförmige Trennung der beiden Grate an allen Exemplaren zu beobachten ist, beträgt der Anteil der Trennung in Schnaitheim nur mehr 42,9 % und in Erkertshofen nur mehr 20 %.

b) Hinterer Centroloph - Metaloph:
Die furchenförmige Trennung zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph ist in Bissingen zu 15,4 % vertreten, während in Wintershof-West 5 Exemplare dieses Merkmal zeigen. In Schnaitheim und Erkertshofen liegt dieser Anteil mit 57,1 % bzw. 50 % höher.

V. Größenverhältnisse

Mit 1,09/1,27 (L/B) in Bissingen steigt die Durchschnittsgröße der M^1 auf 1,15/1,37 in Wintershof-West und sinkt in Schnaitheim auf 1,07/1,22 bzw. in Erkertshofen auf 1,07/1,21 ab.

M^2 : Bissingen (N = 12) - Wintershof-West (N = 4)
Schnaitheim (N = 20) - Erkertshofen (N = 10)

I. Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:
Mit 83,3 % in Bissingen, vier Exemplaren in Wintershof-West und 95 % bzw. 90 % in Schnaitheim und Erkertshofen bleibt der Anteil dieses Zusatzgrates relativ konstant.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph:
Das äußerst kurze und im Quertal zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph lingual gelegene Grätchen tritt nur in 20 % aller Fälle in Schnaitheim und zu 10 % in Erkertshofen auf.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:
Er findet sich nur an den Fundstellen Bissingen und Schnaitheim mit 33,3 % bzw. 25 %.

II. Zusatzgratdichte und bevorzugte Kombinationen:

a) Die Zusatzgratdichte beträgt in Bissingen 1,16, in Wintershof-West 1,0, in Schnaitheim 1,15 und in Erkertshofen 0,90 (Mittelgrat nicht berücksichtigt).

b) An allen Fundstellen tritt als häufigste Kombination ein Zahnmuster mit sechs Hauptgraten und einem Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph auf. Es ist in Bissingen an sechs Exemplaren vertreten, in Wintershof-West an vier, in Schnaitheim an dreizehn und in Erkertshofen an neun Molaren.

III. Gratverbindungen zwischen den beiden Centrolophen innerhalb des Trigons:

a) Verbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph: Sie existiert an keiner der Fundstellen.

b) Verbindung Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph: Diese Verbindung taucht nur in Bissingen und Schnaitheim mit 8,3 % bzw. mit 5 % auf.

c) Verbindung Hinterer Centroloph - Hinterer Zusatzgrat: Sie ist an keiner der Fundstellen zu beobachten.

IV. Ausbildung der Labialrandverbindungen:

a) Protoloph - Vorderer Centroloph:
Die labiale Furchenbildung zwischen diesen beiden Graten ist in Bissingen zu 75 % vorhanden, an drei von vier Exemplaren in Wintershof-West, zu 50 % in Schnaitheim und nur zu 20 % in Erkertshofen.

b) Hinterer Centroloph - Metaloph:
Die labiale Furchenbildung ist zu 8,3 % in Bissingen zu beobachten, an keinem der Exemplare aus Wintershof-West, an 25 % der Molaren in Schnaitheim und zu 50 % in Erkertshofen.

V. Größenverhältnisse

Wie am M^1, so steigt auch hier die Durchschnittsgröße der M^2 von 1,12/1,25 (L/B) in Bissingen auf 1,21/1,38 in Wintershof-West und fällt in Schnaitheim auf 1,09/1,28 bzw. Erkertshofen auf 1,09/1,27 ab.

M^3 : Bissingen (N = 2) - Wintershof-West (N = 3)
Schnaitheim (N = 12) - Erkertshofen (N = 6)

Da der M^3 bei allen Gliriden der variabelste Zahn ist - gerade was die Ausbildung des Labialrandes anlangt - wird hier nur auf die Zahl und die Anordnung der Zusatzgrate eingegangen. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu den M^{1-2} am M^3 der Hintere Centroloph länger als der Vordere ist.

I. Anzahl und Ausbildung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph: Er ist an keiner der Fundstellen zu beobachten.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph: Er tritt an einem von zwei Exemplaren in Bissingen auf, ist an keinem der Molaren in Wintershof-West zu beobachten und nur an zwei aus Schnaitheim. Er fehlt in Erkertshofen.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph: In Bissingen tritt er an einem von zwei Exemplaren, in Wintershof-West an einem von drei und in Schnaitheim an sieben von zwölf Exemplaren auf. In Erkertshofen ist er an zwei von sechs Exemplaren zu beobachten.

Zusammenfassung der zahnmorphologischen Veränderungen in der zeitlichen Abfolge der Fundstellen:

Zunächst muß festgestellt werden, daß Veränderungen - soweit sie beobachtet wurden - aufgrund der geringen n-Zahlen statistisch nicht gesichert sind.

P_4 : Die Gratkonfiguration des Praemolaren, die in dieser Form auch bei Miodyromys hamadryas hamadryas auftritt, zeigt keine Tendenz.

M_1 : Das Fehlen des Zusatzgrates zwischen Anterolophid und Metalophid kann als Artmerkmal herangezogen werden. Die Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophides unterliegen mehr oder minder starken Schwankungen ohne erkennbare Tendenz. Die Konstanz des Zusatzgrates zwischen Mesolophid und Posterolophid in Bissingen und Erkertshofen wird durch Molaren in Wintershof-West und Schnaitheim unterbrochen, die keinen Zusatzgrat zwischen den Hauptgraten besitzen.

M_2 : Das spärliche Auftreten des vordersten Zusatzgrates kann nicht als Artmerkmal verwendet werden. Die prozentuale Abnahme der Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophides ist augenfälliger als die geringfügige Abnahme des hintersten Zusatzgrates. Dies bewirkt eine deutliche Abnahme der Zusatzgratdichte am M_2 in der Abfolge der Fundstellen.

M_3 : Hier ergibt sich für die Anzahl der Zusatzgrate keine Tendenz.

P^4 : Die Ausbildung des Praemolaren entspricht der des Miodyromys hamadryas hamadryas.

M^1 : Das Fehlen eines Zusatzgrates zwischen den beiden Centrolophen und dem zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph bleibt an allen Fundstellen konstant und wird als Artmerkmal verwendet. Damit ergibt sich eine Zusatzgratdichte von 1,0. Ebenso ist das Fehlen einer lingualen Gratverbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph konstant. Die furchenförmige Trennung der labialen Enden von Protoloph und Vorderem Centroloph nimmt innerhalb der Fundstellenabfolge von 100 % auf 20 % ab, die Trennung von Hinterem Centroloph und Metaloph von 15,4 % auf 50 % zu.

M^2 : Während die prozentualen Werte der einzelnen Zusatzgrate schwanken - die bevorzugte Kombination besteht an allen Fundstellen aus einem Zahnmuster mit sechs Hauptgraten und einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph - kann die fehlende Gratverbindung Vorderer Zusatzgrat - Vorderer Centroloph als Artmerkmal verwendet werden. Die Furchenbildung zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph nimmt wie am M^1 innerhalb der Fundstellenabfolge von 75 % nach 20 % ab, die zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph von 8,3 % auf 50 % zu.

M^3 : Das Fehlen eines Zusatzgrates zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph wird als Artmerkmal verwendet.

Größenverhältnisse:

Bei Betrachtung der Größenverhältnisse fällt auf, daß die oberen und unteren Molaren von Wintershof-West innerhalb der vier Fundstellen die durchschnittlich größten Zähne aufweisen und somit von den etwa gleichen Dimensionen der übrigen Fundstellen abweichen.

Diskussion:

Zu den durch DEHM 1951, aus Wintershof-West und SCHALK 1957 aus Bissingen zunächst als Dryomys murinus beschriebenen Formen (POMEL, 1854) kam noch entsprechendes Material aus den Fundstellen Schnaitheim und Erkertshofen. An dem Wintershofer Material stellte bereits DEHM (1951, S. 378) eine mehr oder weniger differierende Wurzelzahl fest: "Bei der Wintershofer Form scheint das Merkmal der getrennten oder vereinigten Vorderwurzeln noch nicht gefestigt zu sein; wie aus zahlreichen einzelnen unteren Molaren dieser und der folgenden Art, zusammen 487, hervorgeht, treten alle Formen von zwei getrennten Vorderwurzeln bis zu genäherten und an der Basis oder halb oder ganz verbundenen und bis zu solchen ohne Verwachsungsfurche auf; dies trifft sowohl für die kleineren, zu murinus zählenden Zähne als auch für die größeren der folgenden Arten zu."
Dazu wäre zu bemerken, daß unter dem von DEHM, 1950, zu Dryomys murinus gerechnetem Material noch andere, bisher nicht veröffentlichte Arten enthalten sind. Bei einer Neuaufteilung des Wintershofer Materials unter Berücksichtigung der Exemplare aus Schnaitheim und Erkertshofen zeigen die M_1 und M_2 ausnahmslos eine Wurzelteilung.

Wie aus der Synonymieliste der Subspezies hamadryas biradiculus hervorgeht, identifiziere ich die Exemplare aus den Spaltenfüllungen Bissingen, Wintershof-West, Schnaitheim und Erkertshofen mit den von DE BRUIJN & MOLTZER als Pseudodryomys aff. ibericus beschriebenen Exemplare der spanischen Fundstelle Rubielos de Mora. Die Gründe sind folgende: Zunächst besteht eine Übereinstimmung in der Zweiwurzeligkeit an den unteren Molaren. Dazu kommt, daß an den spanischen und süddeutschen Formen am M_4 jeweils das Centrolophid und der Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid

fehlt; am P^4 ist jeweils nur ein Grat zwischen Protoloph und Metaloph vorhanden.
Berücksichtigt man an den oberen und unteren Molaren die Größenverhältnisse und die Anzahl der Zusatzgrate, so finden sich die geringsten Unterschiede aller vier Fundstellen zur spanischen Fundstelle in Wintershof-West. Die Durchschnittsgrößen der M_1 liegen im Mittelbereich der Exemplare aus Rubielos de Mora, die der M_2 sind durchschnittlich größer als die größten der spanischen Fundstelle. Dieselben Dimensionen finden sich an den M^1 bzw. M^2. Die M_1 und M_2 aus Wintershof-West besitzen durchschnittlich ein Grätchen mehr (vor oder hinter dem Centrolophid), doch entsprechen die M^{1-2} mit einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph durchaus denen aus Rubielos de Mora. In welchem Maße diese Übereinstimmung - beruhend auf einer doch geringen Anzahl von Exemplaren - stratigraphische Vergleiche zwischen den beiden Fundstellen erlaubt, ist nicht abzuschätzen, da die Fundstelle Wintershof-West innerhalb der zu Anfang genannten Abfolge unter allen vorkommenden Arten die größten Zähne aufweist und innerhalb der Fundstellenabfolge Bissingen - Wintershof-West - Schnaitheim - Erkertshofen eine Sonderstellung einnimmt.

Die Abgrenzung der Spaltenfüllungsform Miodyromys hamadryas biradiculus von der Molasseform Miodyromys hamadryas hamadryas wurde in Form einer Subspezies gewählt, da gerade aufgrund der Merkmale - mit Ausnahme der Zweiwurzeligkeit der unteren Molaren - große Gemeinsamkeiten im Zahnmuster bestehen (prozentuale Anteile der Zusatzgrate), die eine direkte Verbindung der beiden Unterarten bzw. fließenden Übergang vermuten lassen.

2.2.2.3 Miodyromys aegercii BAUDELOT 1972

(Taf. XII, Fig. 13 - 24; Taf. XIII, Fig. 1 - 10; Taf. XIV, Fig. 1 - 16, Taf. XV, Fig. 1 - 16; Taf. XVII, Fig. 1 - 3, 10 - 17)

1885 Myoxus sansaniensis LARTET - SCHLOSSER, S. 79 - 80, Taf. VI, Fig. 27, 46, 48

1899 Eliomys hamadryas - MAJOR, S. 495 - 499, partim, M 5298 b

1928 Dryomys hamadryas (MAJOR) - STROMER, S. 20 - 21, Taf. II, Abb. 7, 8

1940 Dryomys hamadryas (MAJOR) - STROMER, S. 30

1950 Dryomys hamadryas MAJOR - STEHLIN & SCHAUB, S. 139, Fig. 200

1965 Dryomys hamadryas (MAJOR) - BAUDELOT, S. 761 - 762

1972 GLIRIDE VIII nov. gen. et nov. spec. - ENGESSER, S. 227 - 229, Abb. 84

1972 Miodyromys aegercii BAUDELOT et MEIN (in litteris) - BAUDELOT, S. 320 - 336, Taf. XII, Fig. 8 - 10

1973 Miodyromys aegercii BAUDELOT - DE BRUIJN & MOLTZER, S. 137, Pl. I, Fig. 4 - 6

Material: Schönenberg: 1966 IX
Sandelzhausen: 1959 II
Goldberg: 1966 XXXIV
Steinberg: 1970 XVIII
Kleineisenbach: 1972 XVI
Aumeister: 1926 V

Maße: siehe Anhang
Holotypus: M^1 re.; Sansan 10043

Typuslokalität : Sansan (NM 6)

Original-Artdiagnose: siehe BAUDELOT, 1972, S. 330

Neufassung und Erweiterung der Artdiagnose:

Mittelgroßer Gliride mit mäßig konkaver Kaufläche. Mit Ausnahme des einwurzeligen P_4 alle übrigen Zähne des Ober- und Unterkiefers dreiwurzelig. Untere Molaren mit mindestens einem (zwischen Mesolophid und Posterolophid), höchstens vier Zusatzgraten (jeweils einer zwischen zwei Hauptgraten). Oberer Praemolar mit mindestens vier Hauptgraten und einem Grat innerhalb des Trigons. M^{1-2} mit sechs Hauptgraten, innerhalb des Trigons immer mit einem langen Vorderen Centroloph und einem kürzeren Hinteren Centroloph, beide nie den Lingualrand erreichend. Die beiden ersten oberen Molaren mit mindestens einem (zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph), höchstens drei Zusatzgraten (je einer zwischen den beiden Centrolophen, ein weiterer zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph). Zusatzgrate außerhalb des Trigons nicht vorhanden. Verbindungen der Lingualenden der Centrolophe sowie der Zusatzgrate mit den Centrolophen häufig.

Beschreibung:

Auf eine erneute Beschreibung der Zähne kann verzichtet werden, da durch BAUDELOT 1972, und ENGESSER 1972, bereits ausreichende Angaben vorliegen.

Zahnmorphologische Veränderungen an Microtus agrestis innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg - Steinberg

Unterkiefer:

P_4 :

a) Anzahl und Verteilung von Zusatzgraten:
An allen Fundstellen und Praemolaren wurde - wenn vorhanden - nur ein Zusatzgrat beobachtet, nämlich der zwischen Mesolophid und Posterolophid. Der prozentuale Anteil des Zusatzgrates beträgt in Schönenberg 80 % und steigt in Sandelzhausen auf 100 % an, nimmt aber in Goldberg mit 78,9 % und in Steinberg mit 69,9 % wieder ab.

b) Zahnmuster:
Bei der Aufgliederung der unteren Praemolaren in einzelne Muster war die unterschiedliche Ausbildung der Vorderpartie des Zahnes entscheidend. Ob ein Zusatzgrat vorhanden war, blieb unberücksichtigt.

Muster 1: Taf. XIV, Fig. 3
Anterolophid, Metaconid, Metalophid und Protoconid formen mehr oder weniger einen Kreis, wobei ersterer Grat die Vorderhälfte, letzterer die Hinterhälfte des Kreises bildet. Der Kreis kann zur Zahnmitte oder zum Vorderrand eine Lücke aufweisen. Dieses Muster ist an zwei von vier Exemplaren in Schönenberg und zu 38,5 % in Sandelzhausen vorhanden, in Goldberg und Steinberg mit 56,7 % bzw. 47,8 %.

Muster 2: Taf. XIV, Fig. 1
Anterolophid, Metaconid, Metalophid und Protoconid formen einen Halb- oder Dreiviertelkreis, der zur Zahn-

mitte hin offen ist; zusätzlich sind Protoconid und Mesoconid miteinander verbunden. Diese Konfiguration ergibt die Form einer spiegelverkehrten lateinischen Drei. In Taf. XIV, Fig. 2 ist die Verbindung Protoconid - Mesoconid nur schwach ausgeprägt.
Mit 25 % in Schönenberg vertreten, beträgt dessen Anteil in Sandelzhausen 7,7 %, steigt in Goldberg auf 8,3 % und in Steinberg auf 10,3 %.

Muster 3: Taf. XIV, Fig. 2

Ähnlich Muster 2, doch formen Anterolophid, Metaconid, Metalophid und Protoconid einen Vollkreis, Protoconid und Mesoconid sind miteinander verbunden. An Taf. XIV, Fig. 2 ist der Vollkreis nicht ganz verwirklicht.
Mit 25 % in Schönenberg vertreten, fehlt es in Sandelzhausen, erreicht in Goldberg 18,3 % und in Steinberg 9,6 %.

Muster 4: Taf. XIV, Fig. 4

Anterolophid, Metaconid, Metalophid und Protoconid formen einen Vollkreis, dazu gesellt sich ein Centrolophid. Eines von vier Exemplaren aus Schönenberg zeigt dieses Muster, sein Anteil in Sandelzhausen beträgt 53,8 %, sinkt in Goldberg auf 16,5 % und steigt in Steinberg auf 32,4 %.

c) Kriterien der Musterbeurteilung

Um eine sinnvolle Deutung der ausgeschiedenen Muster geben zu können, soll zunächst das einfachste ermittelt werden. Am Muster 2 - Vorderpartie in Form einer lateinischen Drei - entspricht die Außenpartie des lingualen Bogens dem Anterolophid und Metaconid, die Innenpartie (Mittelsteg der lateinischen Drei) dem Protoconid und Metalophid); bei Muster 3 ist nur die

Prozentuale Verteilung der Zusatzgratkombinationen und Zusatzgratklassen der unteren Molaren von Miodyromys aegercii BAUDELOT an den Fundstellen Schonenberg – Sandelzhausen – Goldberg – Spitzberg

Gratkombination		Sö	Sa	Go	Sp	So	Sa	Go	Sp	Sö	Sa	Go	Sp
		M_1				M_2				M_3			
– – – PER	N	–	–	20	20	–	–	3	5	–	–	8	3
	%	–	–	11.83	7.90	–	2.38	1.88	2.48	–	–	8.51	2.34
	Nr 1												
AER – – PER	N	–	–	3	10	1	1	5	57	4	5	83	123
	%	–	–	1.77	3.95	9.09	2.38	3.14	28.35	5.714	2.777	88.29	96.09
	Nr 2												
AER CER_1 – PER	N	–	–	15	50	2	9	77	105	1	7	2	2
	%	–	–	8.87	19.76	18.18	21.42	48.42	52.23	14.28	38.88	2.12	1.56
	Nr 3												
AER CER_1 CER_2 PER	N	–	32	6	7	6	31	8	7	1	6	–	–
	%	–	82.05	3.55	2.76	54.54	73.80	5.03	3.48	14.28	33.33	–	–
	Nr 4												
– CER_1 CER_2 PER	N	8	7	21	20	–	–	6	4	–	–	–	–
	%	72.72	17.94	12.42	7.90	–	–	3.77	1.99	–	–	–	–
	Nr 5												
– CER_1 – PER	N	3	–	104	146	1	–	80	23	1	–	1	–
	%	27.27	–	61.53	57.70	9.09	–	37.73	11.44	14.28	–	1.06	–
	Nr 6												
– – CER_2 PER	N	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
	%	–	–	–	–	9.09	–	–	–	–	–	–	–
	Nr 7												
	Nr	11	39	169	253	11	42	159	201	7	18	94	128

Gratkombination	Klasse	Sö	Sa	Go	Sp	
Nr 1	ein Zusatzgrat	1	–	–	11.83	7.90	
Nr 2,6,7	zwei Zusatzgrate	II	27.27	–	63.30	61.45	M_1
Nr 3,5	drei Zusatzgrate	III	72.72	17.94	21.29	27.66	
Nr 4	vier Zusatzgrate	IV	–	82.05	3.55	2.76	
Nr 1	ein Zusatzgrat	1	–	2.38	1.88	2.48	
Nr 2,6,7	zwei Zusatzgrate	II	27.27	2.38	40.87	39.79	M_2
Nr 3,5	drei Zusatzgrate	III	18.18	21.42	52.19	54.22	
Nr 4	vier Zusatzgrate	IV	54.54	73.80	5.03	3.48	
Nr 1	ein Zusatzgrat	1	–	–	8.51	2.34	
Nr 2,6,7	zwei Zusatzgrate	II	61.42	27.77	89.35	96.09	M_3
Nr 3,5	drei Zusatzgrate	III	14.28	38.88	2.12	1.56	
Nr 4	vier Zusatzgrate	IV	14.28	33.33	–	–	

Diagramm 30

Außenpartie des lingualen Bogens und der Mittelsteg der lateinischen Drei an der Zahninnenseite geschlossen. Bei Muster 1 ist an der Zahnvorderseite eine Trennung von Anterolophid und Protoconid erfolgt und teilweise der labiale Bogen der lateinischen Drei reduziert bzw. verschwunden.
Am Muster 4 sind Anterolophid, Metaconid, Metalophid und Protoconid deutlich markiert, dazu kommt als Neuerung ein Centrolophid.

Damit ergibt sich, daß in vorliegendem Falle Muster 2 und 3 die evolutionell primitivsten Konfigurationen darstellen, Muster 1 eine Mittelstellung einnimmt und Muster 4 das evolutionell fortgeschrittenste ist.

Zusammenfassung:

Mit 53,8 % weist Sandelzhausen unter den Fundstellen den höchsten Anteil der fortschrittlichen Praemolaren auf. Dazu kommt noch die Tatsache, daß die Muster 2 und 3 zusammen nur zu 7,7 % vertreten sind und daß alle Exemplare einen Zusatzgrat besitzen. Mit ihren Hauptanteilen bei Muster 1 sind die Exemplare aus Goldberg und Steinberg weniger kompliziert als diejenigen aus Sandelzhausen.

M_1 :

a) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate: **Diagramm 30**

Zusatzgrate an den fünf Fundstellen und innerhalb dieser Art wurden zwischen folgenden Hauptgraten beobachtet: Anterolophid - Metalophid, Metalophid - Centrolophid, Centrolophid - Mesolophid, Mesolophid - Posterolophid. Die Zahl der Zusatzgrate schwankt zwischen einem und vier, Molaren ohne Zusatzgrate wurden nicht beobachtet.

b) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

Während sein Anteil in Schönenberg noch 0 % beträgt, ist er in Sandelzhausen auf 82 % angewachsen, fällt in Goldberg auf 26,1 % und steigt in Steinberg auf 34,4 %.

c) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:

In Schönenberg und Sandelzhausen mit 100 % vertreten, sinkt sein Anteil in Goldberg auf 86,4 % bzw. 88,1 % in Steinberg.

d) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

Er ist ebenfalls an den beiden älteren Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen mit 100 % vertreten und sinkt in Goldberg auf 16 % und in Steinberg auf 10,7 %.

e) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

Er ist an allen Fundstellen jeweils zu 100 % vertreten und kann als Artmerkmal herangezogen werden.

f) Zahnmuster: S. 191, Diagr. 30

Unter Berücksichtigung der verschiedenen Zahl und Anordnung der Zusatzgrate wurden an den M_{1-2} insgesamt sieben Muster unterschieden, vier davon - die Muster 5, 6, 7 - stellen den Hauptanteil der Zähne.

Muster 1:

Diese Kombination mit einem Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid fehlt in Schönenberg und Sandelzhausen, ist in Goldberg mit 11,8 % und in Steinberg mit 7,9 % vertreten.

Muster 2:

Auch dieses Muster mit je einem Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid gehört zu den selteneren Kombinationen. Es findet sich nur in Goldberg mit 1,8 % und in Steinberg mit 4 % Anteil.

Muster 3:

Mit je einem Zusatzgrat in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes sowie einem weiteren Grat zwischen Metalophid und Centrolophid ist es ebenfalls nur am M_1 in Goldberg und Steinberg mit 8,9 % bzw. 19,8 % vertreten.

Muster 4:

Diese Kombination mit je einem Zusatzgrat zwischen den Hauptgraten fehlt in Schönenberg, bildet in Sandelzhausen mit 82,1 % den Hauptanteil der Zähne und fällt in Goldberg mit 3,6 % und in Steinberg mit 2,8 % Anteil rapide ab.

Muster 5:

Diese Kombination mit drei Zusatzgraten (je einer zu beiden Seiten des Centrolophides und in der Hinterhälfte des Zahnes) besitzt mit 72,7 % den Hauptanteil in Schönenberg. In Sandelzhausen fällt dieser Prozentsatz auf 17,9 %, in Goldberg auf 12,4 % und in Steinberg auf 7,9 %.

Muster 6:

Mit je einem Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid und in der Hinterhälfte des Zahnes ist es in Schönenberg mit 27,3 % vertreten, in Sandelzhausen fehlt dieses Muster, ist aber in Goldberg und Steinberg zu 61,5 % bzw. 57,7 % Anteil vertreten.

Muster 7:

Diese Gratkombination mit einem Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid ist nur an den M_2 vorhanden.

Zusammenfassung der Muster in Klassen: S. 191, Diagr. 30

Innerhalb der Klassen werden die verschiedenen Muster gleicher Anzahl der Zusatzgrate zusammengefaßt. Es entstehen vier Klassen.

a) Klasse 1: Muster 1; ein Zusatzgrat

Sie ist in Schönenberg und Sandelzhausen nicht vertreten, in Goldberg und Steinberg mit 11,8 % bzw. 7,9 %. Dies bedeutet einen Rückgang der Zusatzgrate von Goldberg nach Steinberg.

b) Klasse 2: Muster 2, 6, 7; zwei Zusatzgrate

Sie ist in Schönenberg mit 27,3 % vertreten, fehlt aber in Sandelzhausen. In Goldberg und Steinberg ist ihr Anteil mit 63,3 % bzw. 61,5 % fast gleich. Dies bedeutet in der Reihenfolge der Fundstellen von Schönenberg nach Sandelzhausen eine Abnahme der Zusatzgrate und einen erneuten Anstieg an den beiden letzten Fundpunkten.

c) Klasse 3: Muster 3, 5; drei Zusatzgrate

Mit einem Anteil von 72,7 % repräsentiert sie den Hauptanteil der Zähne in Schönenberg, doch fällt dieser Prozentsatz in Sandelzhausen auf 17,9 %, steigt in Goldberg auf 21,3 % und in Steinberg auf 27,7 %.

d) Klasse 4: Muster 4; vier Zusatzgrate

Sie fehlt in Schönenberg, ist mit 82,1 % in Sandelzhausen vertreten, in Goldberg und Steinberg ist ihr Anteil mit 3,6 und 2,8 % nur unbedeutend.

Längen – Breiten – Diagramm der M_{1-2} von Miodyromys aegercii BAUDELOT an den Fundstellen Schönenberg, Sandelzhausen, Sansan, Goldberg (Ries), Steinberg (Ries), Steinheim, Kleinelsenbach und Aumeister

Diagramm. 31

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am M_1 :

Von vier möglichen Zusatzgraten erweist sich nur der zwischen Mesolophid und Posterolophid als konstant und kann als Artmerkmal herangezogen werden. An allen Fundstellen tritt der Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid häufiger auf als der zwischen Centrolophid und Mesolophid gelegene. Der vorderste Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid unterliegt starken Schwankungen, die vom Zahnmuster abhängig sind.

Von insgesamt acht auftretenden Zahnmustern repräsentieren vier die Mehrzahl der Molaren an allen Fundstellen. Während in Schönenberg die überwiegende Mehrzahl Zahnmustern mit drei Zusatzgraten zuzuordnen sind, verschiebt sich dieser Schwerpunkt in Sandelzhausen auf Muster mit vier Zusatzgraten und fällt in Goldberg und Steinberg auf zwei Zusatzgrate ab. Damit wird das Niveau von Schönenberg noch unterschritten. Die relativ hohe Anzahl der Muster in Goldberg und Steinberg wird nicht als Verbreiterung eines bereits in Schönenberg und Sandelzhausen vorhandenen kleinen Spektrums, sondern als reellerer Grad der morphologischen Variationsbreite aufgrund der Menge der überlieferten Molaren gedeutet.

Bei der Einteilung in Klassen ergibt sich ein ähnliches Bild, ein Anstieg der Zusatzgrate von Schönenberg nach Sandelzhausen, und ein Rückgang derselben in Goldberg und Steinberg noch unter das Niveau von Schönenberg.

Die Vertrauensrechtecke der Längen/Breiten-Maße der M_1 zeigen in der aufgeführten Abfolge der Fundstellen eine deutliche Größenzunahme.

M_2: Diagramm 30

Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

Die Anteile des Vorderen Zusatzgrates bleiben in Schönenberg und Sandelzhausen mit 81,8 % gleich, in Goldberg erfolgt ein Rückgang auf 57 % und in Steinberg ein erneuter Anstieg auf 84,1 %.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:

Sein prozentualer Anteil steigt von Schönenberg mit 81,8 % nach Sandelzhausen mit 95,2 % und Goldberg mit 94,9 %, sinkt aber in Steinberg auf 69 % ab.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

Sein Anteil steigt von 63,6 % in Schönenberg auf 73,8 % in Sandelzhausen, sinkt aber in Goldberg und Steinberg auf 8,8 % bzw. 5,5 %.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

Mit Ausnahme der Fundstelle Sandelzhausen (97,6 %) ist dieser Zusatzgrat an den anderen Fundstellen zu 100 % vertreten und kann als Artmerkmal herangezogen werden.

Zahnmuster: S. 191, Diagr. 30

Es werden dieselben Muster wie am M_1 unterschieden.

Muster 1:

Es fehlt in Schönenberg, ist in Sandelzhausen mit 2,4 %, in Goldberg mit 1,9 % und in Steinberg mit 2,5 % vertreten.

Muster 2:

Sein Anteil nimmt von 9,1 % in Schönenberg nach Sandelzhausen mit 2,4 % und Goldberg mit 3,1 % ab, erreicht aber in Steinberg mit 28,4 % den absoluten Höhepunkt.

Muster 3:

Der Anteil dieser Kombination steigt kontinuierlich von Schönenberg mit 18,2 % nach Sandelzhausen mit 21,4 %, in Goldberg ist er mit 48,4 % und in Steinberg mit 52,2 % vertreten.

Muster 4:

Sein Anteil steigt von 54,5 % in Schönenberg auf 73,8 % in Sandelzhausen, sinkt aber in Goldberg und Steinberg auf extrem niedrige Werte (5,0 % bzw. 3,5 %).

Muster 5:

Es tritt nur mehr in Goldberg und in Steinberg mit geringem Anteil von 3,8 % bzw. 2 % auf.

Muster 6:

Mit 9,1 % Anteil in Schönenberg vertreten, fehlt es in Sandelzhausen, erreicht in Goldberg mit 37,8 % seinen Höhepunkt und fällt in Steinberg auf 11,4 % ab.

Muster 7:

Es ist nur in Schönenberg mit 9,1 % vertreten.

Zusammenfassung der Muster in Klassen: S. 191, Diagr. 30

Die nach Anzahl der Zusatzgrate entsprechenden Muster werden in vier Klassen zusammengefaßt, wobei die Stellung der Zusatzgrate vernachlässigt wird.

a) Klasse 1: Muster 1; ein Zusatzgrat

Die Klassenanteile der einzelnen Fundstellen sind unbedeutend. In Schönenberg ist sie nicht vertreten, in Sandelzhausen nur mit 2,4 %, in Goldberg mit 1,9 % und in Steinberg mit 2,5 %.

b) Klasse 2: Muster 2, 6, 7; zwei Zusatzgrate

Mit 27,3 % in Schönenberg vertreten, sinkt der Anteil dieser Klasse auf 2,4 % in Sandelzhausen, steigt aber in Goldberg auf 40,9 % und in Steinberg auf 39,8 %.

c) Klasse 3: Muster 3, 5; drei Zusatzgrate

Hier ist ein von Fundstelle zu Fundstelle kontinuierlicher Anstieg zu verzeichnen, der von Schönenberg mit 18,2 % über Sandelzhausen mit 21,4 % nach Goldberg mit 52,2 % und Steinberg mit 54,2 % reicht.

d) Klasse 4: Muster 4; vier Zusatzgrate

Hier ist von Schönenberg mit 54,5 % nach Sandelzhausen mit 73,8 % ein Anstieg zu verzeichnen, während die Anteile in Goldberg mit 5 % und in Steinberg mit 3,5 % unbedeutend sind.

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am M_2 :

Von vier möglichen Zusatzgraten erweist sich auch hier - wie am M_1 - nur der zwischen Mesolophid und Posterolophid gelegene Zusatzgrat als konstant und kann als Artmerkmal herangezogen werden. An allen Fundstellen ist der Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid häufiger vertreten als der zwischen Centrolophid und Mesolophid. Der vorderste Zusatzgrat unterliegt nicht denselben starken Schwankungen wie der betreffende Grat am M_1 .

Von den insgesamt acht auftretenden Zahnmustern repräsentieren vier die Mehrzahl der Molaren an allen Fundstellen. Während in Schönenberg und Sandelzhausen die Mehrzahl der Zähne Muster mit vier Zusatzgraten aufweist, sind es in Goldberg und in Steinberg nur mehr Kombinationen mit drei Zusatzgraten. An diesen beiden Fundstellen wird das in Schönenberg vorhandene Niveau bezüglich der Anzahl der Zusatzgrate unterschritten. Erstaunlicherweise ist in Schönenberg und Sandelzhausen trotz gleicher Anzahl der überlieferten Molaren an M_1 und M_2 die Zahl der überlieferten Zahnmuster am M_2 vielfältiger als am M_1.

Bei der Einteilung der Muster in Klassen (verschiedene Muster, aber gleiche Anzahl von Zusatzgraten) bleibt zwar der Schwerpunkt in Schönenberg und Sandelzhausen innerhalb derselben Klasse (vier Zusatzgrate) erhalten, doch steigert sich der prozentuale Anteil in Sandelzhausen. In Goldberg und Steinberg liegen die Schwerpunkte in der Klasse mit nur drei Zusatzgraten.

Die Vertrauensrechtecke der Längen/Breiten-Maße der M_2 zeigen in der angeführten Abfolge der Fundstellen eine deutliche Größenzunahme.

M_3 : Diagramm 30

Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

a) Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid:

Sein prozentualer Anteil steigt von Schönenberg mit 87,7 % auf 100 % in Sandelzhausen, fällt auf 90,5 % in Goldberg und steigt wieder auf 97,7 % in Steinberg.

b) Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid:

Auch hier steigt der Anteil von Schönenberg nach Sandelzhausen von 42,9 % auf 72,7 %, fällt in Goldberg rapide auf 2,1 % und in Steinberg auf 1,6 %.

c) Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid:

Sein Anteil steigt ebenfalls von Schönenberg nach Sandelzhausen von 14,3 % auf 33,3 %, an den Exemplaren von Goldberg und Steinberg war er nicht vorhanden.

d) Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid:

Sein Anteil beträgt an allen Fundstellen 100 % und ist somit als Artmerkmal zu verwenden.

Zahnmuster:

Muster 1:

Es tritt nur in Goldberg und Steinberg mit 8,5 % bzw. 2,3 % auf.

Muster 2:

Mit 57,1 % ist es das weitaus häufigste an der Fundstelle Schönenberg, sein Anteil sinkt in Sandelzhausen auf 27,8 %, steigt jedoch in Goldberg erneut auf 88,3 % und in Steinberg auf 96,1 %.

Muster 3:

Hier ist ein Anstieg des prozentualen Anteils von 14,3 % in Schönenberg auf 38,9 % in Sandelzhausen festzustellen. In Goldberg und Steinberg ist dieses Muster mit 2,1 % bzw. 1,6 % sehr gering vertreten.

Muster 4:

Es ist nur in Schönenberg mit 14,3 % und in Sandelzhausen

mit 33,3 % zu beobachten und fehlt in Goldberg und Steinberg.

Muster 5:

Fehlt an allen Fundstellen.

Muster 6:

Dieses Muster ist nur in Schönenberg an einem einzigen Zahn zu beobachten.

Muster 7:

Fehlt an allen Fundstellen.

Zusammenfassung der Muster in Klassen: S. 191, Diagr. 30

a) Klasse 1: Muster 1; ein Zusatzgrat

Bietet denselben Effekt wie Muster 2, ist also nur in Goldberg und Steinberg mit 8,5 % bzw. 2,3 % vorhanden.

b) Klasse 2: Muster 2, 6, 7; zwei Zusatzgrate

Für Muster mit nur zwei Zusatzgraten ergibt sich von Schönenberg nach Sandelzhausen ein Abfall von 61,4 % auf 27,8 %, ein deutlicher Anstieg in Goldberg auf 89,4 % und weiter in Steinberg auf 96,1 %.

c) Klasse 3: Muster 3, 5; drei Zusatzgrate

Für Muster mit drei Zusatzgraten ergibt sich an den beiden ersten Fundstellen ein prozentualer Anstieg von 14,3 % auf 38,9 % und in den beiden letzten Fundpunkten ein deutlicher Abfall auf 2,1 % bzw. 1,6 %.

d) Klasse 4: Muster 4; vier Zusatzgrate

Wie bei Muster 3 ist ein deutlicher Anstieg von 14,3 %

in Schönenberg auf 33,3 % in Sandelzhausen festzustellen. Es fehlt in Goldberg und Steinberg.

Zusammenfassung der am M_3 beobachteten Veränderungen:

Von vier möglichen Zusatzgraten erweist sich auch hier - wie bei seinen Vorgängern - nur der zwischen Mesolophid und Posterolophid gelegene Zusatzgrat als konstant und kann zur Artdiagnose herangezogen werden.
Als zweithäufigster Zusatzgrat an allen Fundstellen ist hier der zwischen Anterolophid und Metalophid gelegene Zusatzgrat zu nennen. An dritter Stelle in der Häufigkeit steht der zwischen Metalophid und Centrolophid gelegene Zusatzgrat. Sowohl dieser Zusatzgrat als auch der zwischen Centrolophid und Mesolophid gelegene sind in Goldberg und Steinberg mit äußerst geringen Prozentzahlen vertreten.

Von insgesamt acht auftretenden Zahnmustern repräsentieren drei die Mehrzahl der Zähne an allen Fundstellen. Während in Schönenberg noch das Maximum der Zähne bei Mustern mit zwei Zusatzgraten liegt, verschiebt es sich in Sandelzhausen auf Muster mit drei Zusatzgraten, sinkt aber in Goldberg und Steinberg auf dieselbe Musterkombination wie in Schönenberg ab, jedoch mit höheren Prozentzahlen. Die Auffächerung in drei oder vier Musterkombinationen ist auch am M_3 nicht abhängig von der Anzahl der überlieferten Exemplare an den einzelnen Fundstellen.

Bei der Einteilung in Klassen (verschiedene Muster, aber gleiche Anzahl von Zusatzgraten) entsteht ein ähnliches Bild wie bei den Musterkombinationen, da sie wegen der hohen Maxima an den einzelnen Fundstellen mit den Klassen identisch sind.
Die Vertrauensrechtecke der Längen-/Breiten-Maße der M_3 zeigen in der angeführten Abfolge der Fundstellen eine Größenzunahme, bezogen auf die Durchschnittswerte.

Oberkiefer:

-:

a) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate

Im Gegensatz zu den unteren Molaren tritt nur an einem der insgesamt fünf ausgeschiedenen Muster ein Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph auf, nämlich am Zahnmuster 5.

b) Zahnmuster

Basierend auf der unterschiedlichen Verteilung der Grate innerhalb des Trigons wurden an den vier Fundstellen insgesamt fünf Muster unterschieden:

Muster 1: Taf. XV, Fig. 3

Zum Grundmuster des Zahnes, bestehend aus Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph gesellt sich ein kurzer Mittelgrat in der Zahnmitte ohne Neigung zum Paracon oder Metacon. Diese einfachste Form ist in Schönenberg mit 9,1 % und in Sandelzhausen mit 7,7 % nur sehr spärlich vertreten; in Goldberg mit 56,3 % und in Steinberg mit 46,8 % ist sie die am häufigsten vertretene Form.

Muster 2: Taf. XIII, Fig.5

Zum Grundmuster des Praemolaren tritt ein längerer Mittelgrat, der am Labialrand eine Neigung oder Verbindung zum Metaloph aufweist. Dieses Muster ist in Schönenberg mit 63,6 % am häufigsten vertreten, in Sandelzhausen und Goldberg ist dieser Anteil mit 23,1 % bzw. 25 % weitaus weniger häufig, erreicht aber in Steinberg mit 36,6 % einen neuen Höhepunkt.

Muster 3: Taf. XV, Fig. 2

Zum Grundmuster des Zahnes tritt ein längerer Grat in der Zahnmitte, der am Labialrand eine Neigung oder Verbindung zum Protoloph aufweist. Dieses Muster fehlt in den Fundpunkten Schönenberg und Sandelzhausen, ist mit 3,1 % in Goldberg und mit 1,3 % in Steinberg in geringem Anteil vertreten.

Muster 4: nicht abgebildet

In diesem Muster sind alle Zähne vereint, die ein Vorderes und Hinteres Centroloph besitzen. Sein prozentualer Anteil liegt in Schönenberg mit 9,1 % relativ niedrig, steigt in Sandelzhausen auf 30,8 % und fällt in Goldberg auf 15,5 % und in Steinberg auf 10,8 %.

Muster 5: nicht abgebildet

Zu den Graten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph tritt noch ein Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Mit 18,2 % ist sein Anteil in Schönenberg noch relativ niedrig, steigt aber in Sandelzhausen auf 38,5 %, fehlt in Goldberg ganz und ist in Steinberg nur mit 2,5 % vertreten.

c) Zusammenfassung der Muster

Die in einer Klasse zusammengefaßten Muster 1, 2, 3 sind einander insofern fast äquivalent, da sie jeweils nur einen Grat innerhalb des Trigons aufweisen und die Unterscheidung, ob ein längerer Mittelgrat als Vorderer oder Hinterer Centroloph einzustufen ist, in vielen Fällen nicht exakt festzulegen war. Als zweite Klasse wurden Praemolaren mit zwei Centrolophen - also Muster 4 - und als dritte Klasse Praemolaren mit drei Trigongraten -

Muster 5 - festgelegt. Die Reihenfolge der Muster bzw. der Klassen entspricht dem Prozeß der Molarisierung eines Praemolaren.

a) Klasse 1: ein Trigongrat

Mit 72,2 % in Schönenberg ist diese Klasse deutlich in der Übermacht. Ihr Anteil sinkt um die Hälfte in Sandelzhausen auf 30,8 %, steigt in Goldberg auf 84,4 % und in Steinberg auf 86,7 % an.

b) Klasse 2: zwei Trigongrate

Ihr Anteil ist mit 9,1 % in Schönenberg sehr gering, steigt aber in Sandelzhausen auf 30,4 % und fällt in Goldberg auf 15,6 %, in Steinberg auf 10,8 %.

c) Klasse 3: drei Trigongrate

Ihr Anteil steigt von Schönenberg mit 18,2 % auf 38,5 % in Sandelzhausen, fehlt in Goldberg und ist in Steinberg mit nur 2,5 % vertreten.

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am P^4 :

Der Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph tritt am häufigsten an den Praemolaren in Sandelzhausen auf. Sein prozentualer Anteil entspricht dem Zahnmuster des höchst molarisierten Praemolaren. Bedeutsam ist weiterhin das zweithäufigste Auftreten in Schönenberg, sein Fehlen in Goldberg und sein geringer Prozentsatz in Steinberg.

Von den insgesamt fünf ausgeschiedenen Zahnmustern repräsentieren vier die Mehrzahl der Praemolaren an allen Fundstellen. Die absoluten Maxima jeder Fundstelle sind in drei verschiedenen Zahnmustern verankert. Dabei findet sich innerhalb der Trigongrate von Schönenberg nach Sandelzhausen ein

Anstieg der Grate um zwei, die Maxima von Goldberg und Steinberg liegen noch unter denen von Schönenberg.

Bei der Musteraufteilung in Klassen (verschiedene Muster, aber gleiche Anzahl der Grate innerhalb des Trigons) ergibt sich eine ähnliche Tendenz. Mit einem Centroloph bzw. einem Mittelgrat zwischen Protoloph und Metaloph in deutlicher Überzahl in Schönenberg steht ein Anstieg in Sandelzhausen mit leichtem Übergewicht auf den hochmolarisierten Praemolaren gegenüber, während in Goldberg und Steinberg dieser Zahntyp kaum mehr vertreten ist und das Maximum wieder auf Praemolaren mit einem Grat innerhalb des Trigons liegt. Damit findet sich wie bei den unteren Praemolaren der höchste Anteil der molarisierten Praemolaren an der Fundstelle Sandelzhausen.

Die Durchschnittsgrößen der Praemolaren steigen zwar von Schönenberg nach Goldberg an, sind aber nicht signifikant verschieden; die beiden Fundstellen Goldberg und Spitzberg besitzen fast einander entsprechende Werte.

M^1:

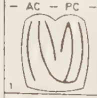
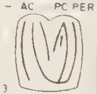
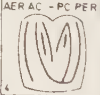
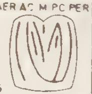
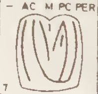
Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate: **Diagramm 32**

Zusatzgrate an den oberen Molaren dieser Art und an den beobachteten Fundstellen sind zwischen den Hauptgraten Protoloph und Vorderem Centroloph, Vorderem und Hinterem Centroloph und zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph zu beobachten, niemals jedoch außerhalb des Trigons.

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:

Dieser Zusatzgrat ist mit Ausnahme der Fundstelle Steinberg (96,4 %) an allen anderen Lokalitäten zu 100 % vertreten und kann als Artmerkmal herangezogen werden.

Prozentuale Verteilung der Zusatzgratkombinationen und Zusatzgratklassen sowie der Trigongratverbindungen der oberen Molaren von Miodyromys aegercii BAUDELOT an den Fundstellen Schönenberg – Sandelzhausen – Goldberg – Spitzberg

Gratkombination		M1 So	M1 Sa	M1 Go	M1 Sp	M2 So	M2 Sa	M2 Go	M2 Sp	M3 So	M3 Sa	M3 Go	M3 Sp
– AC – PC –  1	N	·	–	–	5			–	2	–	–	–	1
	%	–	–	–	2.77	–	–	–	1.21	–	–		1.33
Trigongratverbindungen	0	–	–	–	80.00			–	100				100
	1	–	–	–	20.00	–	–		–				
	2	–	–	–	–	–	–	–	–				
	3	–	–	–	–	–	–	–	–				
AER AC – PC – 2	N	6	8	90	77	3	3	27	14		–	–	2
	%	35.29	22.22	50.00	35.00	9.37	9.09	23.89	8.48	–		–	2.66
Trigongratverbindungen	0	66.66	100	83.33	89.00	100	100	[illegible]	[illegible]				–
	1	33.33	–	15.55	7.79	–	–	18.5	21.42	–			50.00
	2	–	–	1.11	2.59	–	–	3.70	[illegible]	–	–	–	50.00
	3	–						–	–				
– AC PC PER  3	N	–		–	1	–		–	1		3	9	5
	%	–	–	–	0.45			–	0.60	–	18.15	9.67	6.66
Trigongratverbindungen	0	–	–	–	–		–		100	–	66.66	44.44	40.00
	1	–		–	–	–	–		–	–	–	55.55	40.00
	2	–	–		100			–		–	33.33	–	20.00
	3	–	–	–	–	–	–	·	–	–	–	–	–
AER AC – PC PER  4	N	1	7	46	56	9	7	34	27	–	–		6
	%	5.88	19.44	25.55	25.45	28.12	21.21	30.08	16.36	–	–	9.57	8.00
Trigongratverbindungen	0		42.85	28.00	14.28	33.33	[illegible]	35.29	25.92	–	–	33.33	33.33
	1	100	42.85	54.34	55.35	22.22	14.28	47.05	48.14	–	–	44.44	50.00
	2	–	14.28	10.86	17.85		14.28	8.82	22.22	–	–	11.11	–
	3	–	–	8.69	12.50	44.44	–	8.82	3.70	–	–	11.11	16.66
AER AC M PC PER  5	N	1	17	25	48	19	22	45	101	4	12	68	56
	%	5.88	47.22	13.88	21.81	59.37	66.66	39.82	61.21	80.00	75.00	72.34	74.66
Trigongratverbindungen	0	–	29.41	24.00	18.75	52.63	63.63	37.77	23.76	75.00	33.33	18.17	30.35
	1	100	58.82	40.00	45.83	31.57	13.80	26.66	37.62	25.00	33.33	42.64	26.79
	2	–	5.88	17.00	20.83	–	9.09	28.88	23.76	–	16.16	25.00	16.07
	3	–	5.88	4.00	14.58	15.78	13.63	6.66	14.85	–	10.16	17.64	25.00
AER AC M PC – 6	N	9	4	19	31	1	1	7	18	–	–	–	2
	%	52.94	11.18	10.35	14.09	3.32	3.03	6.19	10.90	–	–	·	100
Trigongratverbindungen	0	77.77	100	94.73	83.87	100	100	71.42	72.72	–	–	–	–
	1	11.11	–	5.26	9.67	–	·	28.57	22.22	–	–	–	–
	2	–	–	–	6.45	–	–	–	5.55	–	–	–	–
	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
– AC M PC PER  7	N	–	–	–	2	–	–	–	2	1	1	8	3
	%	–	–	–	0.90	–	–	–	1.20	20.00	6.25	8.57	4.00
Trigongratverbindungen	0	–	–	–	50.00	–	–	–	–	100	100	–	66.66
	1	–	–	–	50.00	–	–	–	100	–	–	87.50	33.33
	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12.50	–
	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Σ N	17	36	180	220	32	33	113	165	5	16	94	75

Gratkombination		Klasse		So	Trigongratverbind. 0	1	2	3	Sa	Trigongratverbind. 0	1	2	3	Go	Trigongratverbind. 0	1	2	3	Sp	Trigongratverbind. 0	1	2	3	
Nr. 1	ohne Zusatzgrat	I	%	–	–		–			–	–	–	–						1.77	[illegible]	1.45			
Nr. 2,3	ein Zusatzgrat	II	%	35.29	23.52	11.76		–	22.22	22.22				50.00	41.88	7.77	0.55		25.45	[illegible]	2.77	1.36		
Nr. 4,6,7	zwei Zusatzgrate	III	%	58.82	41.17	11.76		5.88	30.56	19.44	8.33	2.77		38.10	16.66	20.00	2.77	2.22	[illegible]	[illegible]	[illegible]	5.91	3.18	M1
Nr. 5	drei Zusatzgrate	V	%	5.88		5.88	–		47.22	13.80	27.77	2.77	2.77	13.88	3.33	5.55	4.44	0.55	21.81	[illegible]	10.00	4.54	3.18	
			%	99.99	64.72	29.41		5.88	99.99	50.54	33.80	5.58	2.77	99.98	61.66	27.27	7.77	2.77	99.98	52.7	29.09	11.81	6.36	
Nr. 1	ohne Zusatzgrat	I	%	–			–											–	1.21	1.21				
Nr. 2,3	ein Zusatzgrat	II	%	2.37	2.37		–		9.09	9.09				27.89	18.58	4.42	3.88		9.09	6.06	1.81	[illegible]		
Nr. 4,6,7	zwei Zusatzgrate	III	%	31.25	12.50	6.75		12.50	24.24	18.18	3.03	3.03	–	36.28	15.94	[illegible]	[illegible]	5.30	28.48	12.12	11.51	4.24	0.60	M2
Nr. 5	drei Zusatzgrate	IV	%	59.37	31.25	18.75		9.37	66.66	42.42	9.09	6.06	9.09	39.82	15.04	10.61	11.65	2.65	61.21	34.54	23.03	14.54	9.09	
			%	99.99	53.12	25.00		21.87	99.99	60.60	12.12	9.09	9.09	99.98	48.86	30.97	26.54	7.98	99.99	34.53	36.35	19.39	9.69	
Nr. 1	ohne Zusatzgrat	I	%	–		–	–		–										1.33	1.33				
Nr. 2,3	ein Zusatzgrat	II	%	–	–	–	–	–	18.75	12.50	–	6.25	–	9.57	4.25	5.3			9.33	2.66	4.00	2.66		
Nr. 4,6,7	zwei Zusatzgrate	III	%	20.00	20.00	–			6.25	6.25		–		17.02	3.19	11.70	2.12		16.00	6.66	6.66	[illegible]	[illegible]	M3
Nr. 5	drei Zusatzgrate	IV	%	80.00	60.00	20.00		–	75.00	25.00	25.00	12.50	12.50	73.40	11.70	30.85	18.08	12.76	73.33	22.66	20.00	12.00	18.66	
			%	100	80.00	20.00			100	43.75	25.00	18.75	12.50	99.99	19.14	47.86	20.00	12.76	99.99	30.98	30.66	15.95	19.99	

Diagramm 32

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph:

Im Gegensatz zu dem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph (Musterkombinationen ohne diesen Zusatzgrat sind äußerst selten) erscheint dieser Zusatzgrat nur an drei von insgesamt sieben Musterkombinationen. Sein prozentualer Anteil bleibt an den beiden Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen ziemlich gleich (58,8 % bzw. 58,3 %), sinkt in Goldberg auf 24,2 % und steigt in Steinberg erneut auf 36,9 %.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:

Dieser Grat ist an insgesamt vier von sieben Musterkombinationen zu beobachten. Sein Anteil steigt von 11,8 % in Schönenberg auf 66,7 % in Sandelzhausen, fällt in Goldberg auf 39,4 % und steigt in Steinberg auf 48,6 %. Er ist - wie der Vordere Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph - direkt vom Anteil der vier Kombinationen abhängig.

d) Zusammenfassung:

Im Gegensatz zum Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph ist an beiden anderen Zusatzgraten in Sandelzhausen ein prozentualer Höhepunkt ihres Auftretens erreicht, in Goldberg ein Absinken und in Steinberg ein erneuter Anstieg, der aber nicht mehr das Niveau von Sandelzhausen erreicht.

Zahnmuster: Diagramm 32

Basierend auf der unterschiedlichen Verteilung der Zusatzgrate wurden an den vier Fundstellen insgesamt sieben unterschiedliche Zahnmuster ausgeschieden, doch sind an den drei älteren Fundstellen lediglich vier Muster verwirklicht.

Lediglich an der Fundstelle Steinberg sind alle Zahnmuster vorhanden, doch machen die vier erwähnten Kombinationen den Hauptanteil der Zähne an allen Fundstellen aus.

a) Muster 1: (- AC - PC -):

Dieses einfache Zahnmuster (ohne Zusatzgrate) tritt nur an der Fundstelle Steinberg auf. Sein prozentual sehr geringer Anteil von 2,8 % beruht sicherlich auf der hohen Anzahl der überlieferten Zähne, die das Auftreten eines selteneren Musters bzw. Weite des morphologischen Spektrums begünstigt.

b) Muster 2: (AER AC - PC -):

Hier handelt es sich um eines der vier häufigsten Muster mit einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Sein Anteil ist an allen Fundstellen schwankend, es fällt von Schönenberg nach Sandelzhausen von 35,3 % auf 22,2 %, steigt in Goldberg auf 50 % und fällt erneut in Steinberg auf 35 % ab.

c) Muster 3: (- AC - PC PER):

Dieses ebenfalls sehr seltene Muster mit einem Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph tritt ebenfalls nur in Steinberg auf. Der Grund seines Auftretens an diesem Fundpunkt beruht sicherlich auf derselben Ursache wie bei Muster 1.

d) Muster 4: (AER AC - PC PER):

Das dritthäufigste Muster mit je einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph sowie Hinterem Centroloph und Metaloph nimmt in Schönenberg mit 5,9 % noch einen bescheidenen Anteil ein. Es steigert sich in Sandelzhausen auf 19,4 % und in Goldberg und Steinberg auf 25,6 % bzw. 25,5 %.

e) Muster 5: (AER AC M PC PER)(M = Extragrätchen zwischen den beiden Centrolophen)

Das Muster, bei dem alle im Trigon möglichen Zusatzgrate auftreten, steigert seinen Anteil von 5,9 % in Schönenberg auf 47,2 % in Sandelzhausen, fällt in Goldberg auf 13,9 % und steigt in Steinberg auf 21,9 % wieder an.

f) Muster 6: (AER AC M PC -):

Dieses Muster mit zwei Zusatzgraten - der eine zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, der andere zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph - ist mit einem Anteil von 52,9 % in Schönenberg am häufigsten vertreten. Sein Anteil sinkt auf 11,2 % in Sandelzhausen und 10,6 % in Goldberg und steigt mit 14,1 % in Steinberg wieder schwach an.

g) Muster 7:(- AC M PC PER):

Dieses ebenfalls sehr seltene Muster mit zwei Zusatzgraten ist wie die Muster 1 und 3 ebenfalls nur in Steinberg vertreten.

Zusammenfassung der Muster in Klassen: S. 209, Diagr. 32

Zahnmuster mit gleicher Anzahl von Zusatzgraten werden in einer Klasse zusammengefaßt. Es entstehen somit vier Klassen mit unterschiedlicher Anzahl der Zusatzgrate (0, 1, 2, 3).

a) Klasse I: Muster 1 ohne Zusatzgrat:

Sie findet sich nur an der Fundstelle Steinberg mit 2,3 %.

b) Klasse II: Muster 2 und 3, mit einem Zusatzgrat:

Ihr Anteil sinkt von 35,3 % in Schönenberg auf 22,2 % in Sandelzhausen und erreicht mit 50 % in Goldberg das

absolute Maximum aller Fundstellen. In Steinberg sinkt ihr Anteil mit 35,4 % fast auf das Niveau von Schönenberg wieder ab.

c) Klasse III: Muster 4, 6, 7, mit zwei Zusatzgraten

Zu 58,8 % in Schönenberg vertreten, nimmt ihr Anteil in Sandelzhausen auf 30,6 % ab, steigt in Goldberg mit 36,1 % bzw. Steinberg mit 40,5 % wieder an.

d) Klasse IV: Muster 5, mit drei Zusatzgraten

Mit 5,9 % in Schönenberg äußerst gering vertreten, steigt ihr Anteil in Sandelzhausen sprunghaft auf 47,2 % und fällt in Goldberg auf 13,9 % ab. Mit 21,8 % ist in Steinberg wieder ein Anstieg zu verzeichnen.

Verbindungen der Trigongrate bzw. der Zusatzgrate: S. 209

Gratverbindungen können auftreten zwischen dem Vorderem und Hinterem Centroloph, zwischen Vorderem Zusatzgrat und Vorderem Centroloph und zwischen Hinterem Centroloph und dem Hinteren Zusatzgrat, die im einzelnen nicht unterschieden werden. Bis zu drei Verbindungen sind möglich, doch ist natürlich z.B. eine Dreifachbindung abhängig vom Vorhandensein der Zahnmuster bzw. der Zusatz- oder Hauptgrate.

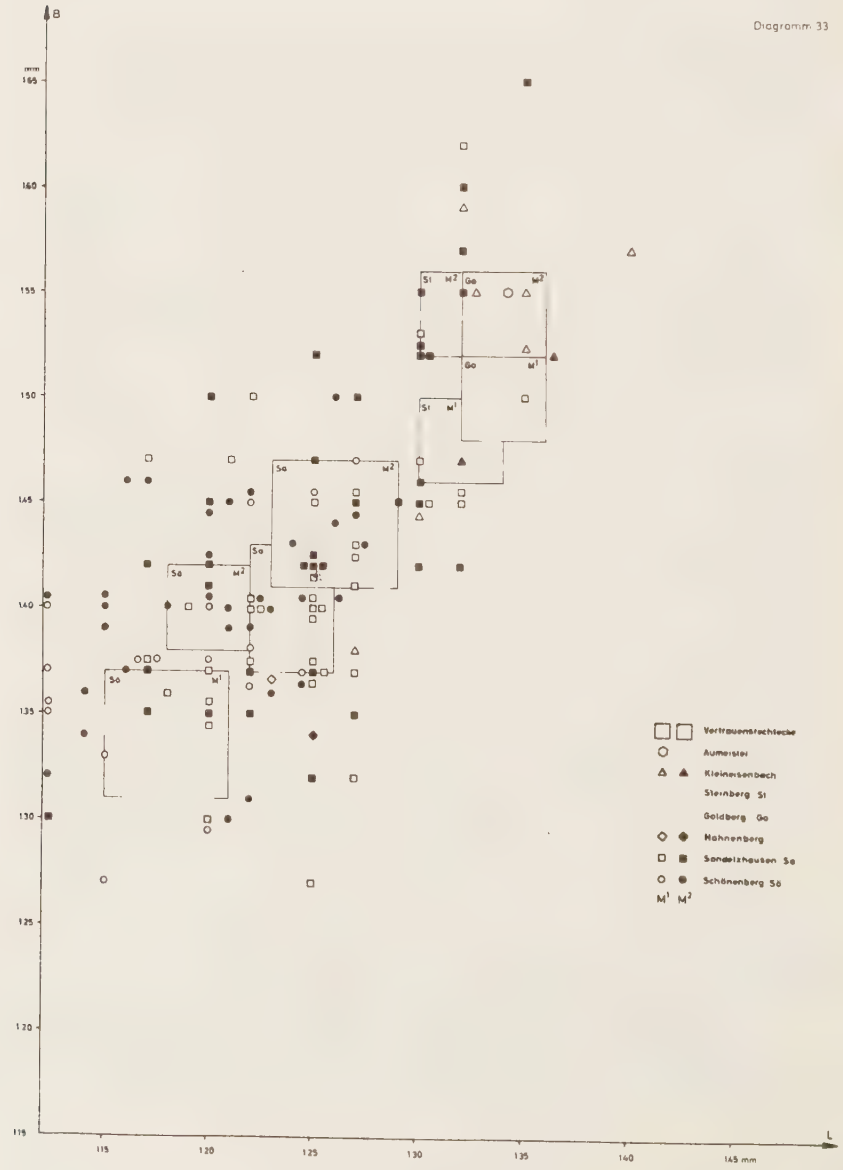
a) Verfolgen wir an den einzelnen Fundstellen den Anteil der Molaren mit Trigongratverbindungen, so steigert sich deren Anteil von Schönenberg nach Sandelzhausen von 35,3 % auf 45,5 %, sinkt in Goldberg auf 37,8 % ab und steigt erneut in Steinberg auf 47,3 %.

b) Prozentualer Anteil der Einfachverbindungen:

Von Schönenberg nach Sandelzhausen steigt deren Anteil von 29,4 % auf 35,6 %, beträgt in Goldberg nur mehr 27,3 %

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Miodyromys aegercii BAUDELOT an den Fundstellen Schonenberg, Sandelzhausen, Hahnenberg (Ries), Goldberg (Ries), Steinberg (Ries), Kleinelsenbach und Aumeister

Diagramm 33



und steigt in Steinberg auf 29,1 % an, erreicht also nicht mehr das Niveau der Einfachverbindungen von Sandelzhausen.

c) Prozentualer Anteil der Zweifachverbindungen:

Der Anteil der Zweifachverbindungen beträgt in Schönenberg noch 0 % und steigert sich auf 5,6 % in Sandelzhausen, 7,8 % in Goldberg und 11,8 % in Steinberg.

d) Prozentualer Anteil der Dreifachverbindungen:

Ihr Anteil ist schwankend. Er beträgt in Schönenberg 5,9 %, fällt auf 2,8 % in den Fundpunkten Sandelzhausen und Goldberg und steigt mit 6,4 % in Steinberg erneut an.

Größenverhältnisse der M^1 : Diagramm 33

Die Vertrauensrechtecke der M^1 zeigen eine deutliche Grössenzunahme von Schönenberg nach Sandelzhausen. Die Molaren der beiden anderen Fundstellen Goldberg und Spitzberg sind wiederum deutlich größer als die Exemplare aus Sandelzhausen, doch sind die Durchschnittswerte der beiden letzten Fundstellen etwa gleich bzw. nicht signifikant verschieden.

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am M^1 :

Von drei möglichen Zusatzgraten erweist sich nur der zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph als konstant und kann als Artmerkmal herangezogen werden. Der Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph sowie der zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph unterliegen Schwankungen (deutlicher Rückgang in Goldberg und Anstieg in Steinberg), bedingt durch die unterschiedlichen Zahnmuster: doch besitzen die Molaren aus Sandelzhausen durchschnittlich die meisten Zusatzgrate von allen Fundstellen.

Von den insgesamt acht auftretenden Zahnmustern repräsentieren vier - wie am M^2 - die Mehrzahl der Zähne an allen Fundstellen, jedoch in unterschiedlicher Prozentualverteilung. Die jeweiligen Maxima der vier Fundstellen schwanken zwischen drei verschiedenen Mustern, wobei das Maximum von Goldberg und Steinberg im einfachsten Muster, das von Sandelzhausen im kompliziertesten Muster liegt. Bei der Musteraufteilung in Klassen (Muster gleicher Anzahl von Zusatzgraten) ergibt sich dieselbe Tendenz. Ein Anstieg von Schönenberg nach Sandelzhausen zur Klasse mit drei Zusatzgraten und ein deutlicher Rückgang zur Klasse mit einem Zusatzgrat in Goldberg. In Steinberg tritt wiederum eine Verschiebung des Maximums zur Klasse mit zwei Zusatzgraten auf.
Die prozentual häufigsten Trigongratverbindungungen finden sich in Sandelzhausen und Steinberg. Aufgeteilt auf ein-, zwei- und dreifache Verbindungen liegen die Maxima der Einfachverbindungen in Schönenberg und Sandelzhausen. Für die Zweifachverbindungen ergibt sich in der Reihenfolge der Fundstellen ein deutlicher Anstieg von Schönenberg nach Steinberg. Der Anteil der Dreifachverbindungen ist in Steinberg am höchsten.

Die Vertrauensrechtecke der M^1 zeigen eine deutliche Grössenzunahme der Molaren in der Abfolge der Fundstellen, wobei die Größendifferenz an den beiden letzten Fundstellen sich als nicht signifikant erweist.

M^2 :

Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate: Diagramm 32

a) Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph:

Dieser Zusatzgrat ist mit Ausnahme der Fundstelle Stein- (97 %) an allen anderen Fundstellen zu 100 % vertreten

und kann somit als Artmerkmal herangezogen werden.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph:

Sein prozentualer Anteil steigt von Schönenberg mit 62,5 % geringfügig in Sandelzhausen auf 69,7 %, fällt in Goldberg auf 46 % und steigt in Steinberg auf 73,3 %.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:

Sein Anteil bleibt in Schönenberg und Sandelzhausen mit 87,5 % gleich, sinkt in Goldberg auf 69,9 % ab und steigt in Steinberg erneut auf 79,4 %.

d) Zusammenfassung:

Sowohl der mittlere als auch der hintere Zusatzgrat ist an den jeweiligen Fundstellen denselben Schwankungen unterworfen, wie auch am M^1 zu beobachten war. Die Zähne aus Sandelzhausen besitzen durchschnittlich die meisten Zusatzgrate aller Fundstellen.

Zahnmuster: Diagramm 32

Ebenso wie am M^1 sind an den Fundstellen insgesamt sieben Zahnmuster vertreten, doch sind an den drei Fundpunkten nur vier davon verwirklicht. Lediglich in Steinberg sind alle Kombinationen vorhanden.

a) Muster 1:(- AC - PC -)

Es tritt wie am M^1 nur an der Fundstelle Steinberg auf. Sein äußerst geringer Anteil von 1,21 % beruht sicherlich auf der von allen Fundstellen höchsten Anzahl der überlieferten Zähne, die auch ein Auftreten einer seltenen Musterkombination im Rahmen einer größeren Variationsbreite ermöglicht.

b) Muster 2: (AER AC - PC -):

Im Gegensatz zum M^1 ist dieses Muster in weitaus prozentual geringerem Maße am M^2 vertreten. Sein Anteil steigert sich von 9,4 % und 9,1 % in Schönenberg und Sandelzhausen auf 23,9 % in Goldberg und fällt in Steinberg auf 8,5 %.

c) Muster 3: (- AC - PC PER):

Diese sehr seltene Kombination tritt nur an der Fundstelle Steinberg mit einem Anteil von 0,6 % auf.

d) Muster 4: (AER AC - PC PER):

Sein Anteil fällt von 28,1 % in Schönenberg auf 21,2 % in Sandelzhausen, steigt in Goldberg auf 30,1 % und fällt in Steinberg auf 16,4 %.

e) Muster 5: (AER AC M PC PER):

Sein Anteil steigt von 59,4 % in Schönenberg auf 66,7 % in Sandelzhausen, fällt auf 39,8 % in Goldberg und steigt in Steinberg erneut auf 61,21 % an.

f) Muster 6: (AER AC M PC -):

Sein Anteil ist in Schönenberg und Sandelzhausen mit 3,1 % bzw. 3 % gleichbleibend, steigt in Goldberg auf 6,2 % und in Steinberg auf 10,9 %.

g) Muster 7: (- AC M PC PER):

Die ebenfalls seltene Kombination ist nur in Steinberg mit 1,2 % Anteil vertreten.

Zusammenfassung:

Die Anteile der relativ seltenen Muster in Steinberg sind

auf die hohe Zahl der überlieferten Zähne an dieser Fundstelle zurückzuführen. Die vier häufigst vertretenen Kombinationen unterliegen gegenläufigen Schwankungen, deren Ursachen bei der Klasseneinteilung Rechnung getragen wird.

Zusammenfassung der Muster in Klassen I - IV: S. 209

a) Klasse I: Muster 1, ohne Zusatzgrat:

Sie ist nur in Steinberg mit einem geringen Anteil von 1,21 % vertreten.

b) Klasse II: Muster 2, 3, mit einem Zusatzgrat:

Mit gleichbleibenden Anteilen in Schönenberg und Sandelzhausen von 9,1 % bzw. 9,4 % steigt ihr Anteil in Goldberg auf 23,9 % und fällt in Steinberg wieder mit 9,1 % auf das Niveau von Sandelzhausen und Schönenberg zurück.

c) Klasse III: Muster 4, 6, 7, mit zwei Zusatzgraten:

Mit 31,3 % in Schönenberg und 24,2 % in Sandelzhausen ist ein leichter Abfall zu verzeichnen. Dem nachfolgenden Anstieg in Goldberg mit 36,3 % folgt wieder ein Abfall mit 28,5 % in Steinberg.

d) Klasse IV: Muster 5, mit drei Zusatzgraten:

Als beherrschende Klassen an den Fundstellen Schönenberg mit 59,4 % und Sandelzhausen mit 66,7 % sinkt ihr Anteil deutlich auf 39,9 % in Goldberg, steigt aber in Steinberg wieder auf 61,2 % an.

Zusammenfassung:

Wie an den Zahnmustern verbleiben die jeweiligen Maxima der Fundstellen in der Klasse mit den meisten Zusatzgraten (IV). Der starke prozentuale Rückgang innerhalb derselben Klasse

besagt, daß in Goldberg durchschnittlich weniger Zusatzgrate an den M^2 vorhanden sind als an allen anderen Fundstellen.

Verbindungen der Trigongrate bzw. Zusatzgrate: S. 209

a) Betrachten wir nur die absoluten Anteile der Zähne mit Verbindungen innerhalb der Trigongrate an den einzelnen Fundstellen, so ergibt sich eine Abnahme der Anteile mit 46,9 % von Schönenberg nach Sandelzhausen mit 30,2 % und ein erneuter Anstieg in Goldberg auf 65,5 % und in Steinberg auf 65,4 %.

b) Prozentualer Anteil der Einfachverbindungen:

Von Schönenberg nach Sandelzhausen fällt der Anteil von 25 % auf 12,1 % und steigt in Goldberg auf 31 %, in Steinberg auf 36,4 %.

c) Prozentualer Anteil der Zweifachverbindungen:

Ebenso wie am M^1 ist auch hier in der Abfolge der Fundstellen eine deutliche Zunahme der Verbindungen festzustellen. Ihr Anteil beträgt in Schönenberg noch 0 %, steigt in Sandelzhausen auf 9,1 %, in Goldberg auf 26,5 % und in Steinberg auf 19,4 %.

d) Prozentualer Anteil der Dreifachverbindungen:

Der Anteil dieser Verbindungen ist in Schönenberg mit 21,9 % am höchsten. Er sinkt in Sandelzhausen auf 9,1 %, in Goldberg auf 8 % und steigt in Steinberg wieder auf 10 %.

Größenverhältnisse der M^2 : Diagramm 32

Die Vertrauensrechtecke der M^2 zeigen eine deutliche Grössenzunahme von Schönenberg über Sandelzhausen nach Goldberg und Steinberg. Die Vertrauensrechtecke der beiden letzten Fundpunkte liegen so nahe aneinander, daß ein signifikanter Größenunterschied zwischen diesen beiden Fundpunkten nicht wahrscheinlich ist.

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am M^2 :

Von drei möglichen Zusatzgraten erweist sich nur der zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph als konstant und kann als Artmerkmal herangezogen werden. Der Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph sowie der zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph unterliegen Schwankungen, die durch die unterschiedlichen Zahnmuster bedingt sind, doch besitzen die Zähne aus Sandelzhausen durchschnittlich die meisten Zusatzgrate von allen Fundstellen.

Von insgesamt acht auftretenden Zahnmustern repräsentieren vier - wie am M^1 - die Mehrzahl der Zähne an allen Fundstellen, jedoch in prozentual unterschiedlicher Verteilung. Im Gegensatz zum M^1 ist das relative Maximum jeder Fundstelle im gleichen Zahnmuster (Nr. 5) verankert, doch mit unterschiedlichen Prozentzahlen. Innerhalb der Verteilung der Zahnmuster gibt es zwischen Schönenberg und Sandelzhausen nur äußerst geringe Unterschiede, in Goldberg ist ein deutlicher Rückgang dieses Zahnmusters zugunsten Muster mit weniger Zusatzgraten (Nr. 2 und Nr. 4) festzustellen, während in Steinberg wieder das von Schönenberg und Sandelzhausen beherrschende Zahnmuster (Nr. 5) mit mehr Zusatzgraten auftritt. Bei der Musteraufteilung in Klassen I - IV verbleiben ebenfalls die absoluten Maxima der jeweiligen Fundstellen in Klasse IV, doch ist in Goldberg der geringste

prozentuale Anteil aller Fundstellen zu verzeichnen.
Die prozentual häufigsten Trigongratverbindungen finden sich an den Fundpunkten Goldberg und Steinberg. Aufgeteilt auf ein-, zwei-, dreifache Verbindungen sind die Maxima der einfachen Verbindungen in Goldberg und Steinberg zu finden. Für die Zweifachverbindungen ergibt sich in der Abfolge der Fundstellen ein deutlicher Anstieg. Der Anteil der Dreifachverbindungen ist seltsamerweise in Schönenberg am höchsten.

Die Vertrauensrechtecke der M^2 zeigen eine deutliche Grössenzunahme der Molaren in der Abfolge der Fundstellen Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg - Steinberg, wobei sich die Größendifferenz der beiden letzten Fundstellen als nicht signifikant erweist.

M^3 :

Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate: **Diagramm 32**

a) Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:

Die geringe Zahl der Exemplare aus Schönenberg beeinträchtigt die Aussagekraft. Von Sandelzhausen mit 75 % steigt der Anteil dieses Zusatzgrates auf 90,4 in Goldberg und bleibt mit 88 % in Steinberg annähernd gleich.

b) Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph:

Abgesehen von dem unreellen Anteil von 100 % in Schönenberg bleibt an den drei restlichen Fundstellen der Anteil mit 81,3 %, 80,9 % und 81,2 % annähernd gleich.

c) Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:

In den ersten beiden Fundstellen mit 100 % vertreten, sinkt sein prozentualer Anteil geringfügig in Goldberg und Steinberg auf 91,5 % und 93,3 %.

d) Zusammenfassung:

Der prozentuale Anteil der einzelnen Zusatzgrate ist unterschiedlich. Während der vorderste innerhalb der Fundstellenabfolge einen deutlichen Anstieg zeigt, sind die beiden übrigen etwa mit gleichem Anteil an allen Fundstellen vertreten.

Zahnmusterkombinationen: Diagramm 32

a) Muster 1: (- AC - PC -):

Es ist nur an einem einzigen Exemplar in Steinberg vertreten.

b) Muster 2: (AER AC - PC -):

Diese Kombination ist ebenfalls nur in Steinberg an zwei Exemplaren anzutreffen.

c) Muster 3: (-AC - PC PER):

Es fehlt in Schönenberg, erreicht in Sandelzhausen mit 18,8 % einen Höhepunkt und fällt in Goldberg auf 9,6 %, in Steinberg auf 6,7 %.

d) Muster 4: (AER [illegible] - PC PER):

Es fehlt in Schönenberg und Sandelzhausen, ist in Goldberg und Steinberg mit 9,6 % bzw. 8 % in geringem Anteil vertreten.

e) Muster 5: (AER AC M PC PER):

Diese Gratkombination ist die am häufigsten vertretene an allen Fundstellen. Berücksichtigt man die geringe Zahl der Exemplare aus Schönenberg (80 %), so bleibt ihr Anteil mit 75 % in Sandelzhausen, 72,3 % in Goldberg und 74,7 % in Steinberg bemerkenswert konstant.

f) Muster 6: (AER AC M PC -):

Es tritt nur in Steinberg mit 2,6 % auf.

g) Muster 7: (- AC M PC PER):

Abgesehen von den unreellen 20 % (N = sehr gering) in Schönenberg ist es in Sandelzhausen mit 6,3 %, in Goldberg mit 8,6 % und in Steinberg mit 2,6 % vertreten.

Zusammenfassung:

Eine starke Zergliederung in drei oder vier bevorzugte Musterkombinationen, wie sie an den M^{1-2} auftreten, ist am M^3 nicht zu beobachten. Hier ist nur ein Mustertyp vorherrschend. Die meisten Variationen - sicherlich bedingt durch die große Zahl der überlieferten Exemplare - sind in Goldberg und Steinberg zu beobachten.

Zusammenfassung der Muster in Klassen: Diagramm 32

a) Klasse 1: Muster 1, ohne Zusatzgrat:

Siehe Muster 1

b) Klasse 2: Muster 2, 3, mit einem Zusatzgrat:

Diese Klasse fehlt in Schönenberg, ist in Sandelzhausen mit 18,8 % vertreten, in Goldberg mit 9,6 % und in Steinberg mit 9,3 %.

c) Klasse 3: Muster 4, 6, 7, mit zwei Zusatzgraten

Der Anteil dieser Klasse sinkt von 20 % in Schönenberg auf 6,25 % in Sandelzhausen ab, erreicht aber in Goldberg und Steinberg mit 17 % bzw. 16 % wieder das frühere Niveau. Der Wert in Schönenberg ist vermutlich wegen der niedrigen N-Zahl nicht signifikant.

d) Klasse 4: Muster 5, mit drei Zusatzgraten:

Mit Ausnahme des ersten Wertes in Schönenberg (80 %) sind die restlichen Anteile von 75 % in Sandelzhausen, 73,4 % in Goldberg und 73,3 % in Steinberg gleich. Der Wert von Schönenberg ist vermutlich wegen der niedrigen N-Zahl nicht signifikant.

Zusammenfassung:

Hier zeigt sich ein deutliches Übergewicht der Klasse 3 an allen Fundstellen, bedingt durch die Häufigkeit des Musters 5. An der Fundstelle Sandelzhausen finden sich die M^3 mit den meisten Zusatzgraten.

Verbindungen der Trigongrate bzw. Zusatzgrate:

a) Betrachten wir nur die absoluten Anteile der Molaren mit Verbindungen innerhalb der Trigongrate an den einzelnen Fundstellen, so ergibt sich - abgesehen von dem unreellen Wert 20 % für Schönenberg - eine Steigerung von 56,3 % in Sandelzhausen auf 80,9 in Goldberg und ein deutlicher Rückgang auf 66,7 % in Steinberg.

b) Prozentualer Anteil der Einfachverbindungen:

Der prozentuale Anteil der Einfachverbindungen steigt von Schönenberg mit 20 % auf 25 % in Sandelzhausen und 47,9 in Goldberg, sinkt aber in Steinberg auf 30,7 % ab.

c) Prozentualer Anteil der Zweifachverbindungen:

Der Anteil steigt von 0 % in Schönenberg auf 18,6 % in Sandelzhausen und 20 % in Goldberg, fällt aber in Steinberg auf 16 % wieder ab.

d) Prozentualer Anteil der Dreifachverbindungen:

Dreifachverbindungen fehlen in Schönenberg, erreichen in Sandelzhausen und Goldberg 12,5 % bzw. 12,7 % und in Steinberg 20 %.

Größenverhältnisse der M^3 : Diagramm 33

In der Abfolge der Fundstellen steigen die Mittelwerte von Länge und Breite, doch sind die Unterschiede nicht signifikant ausgeprägt.

Zusammenfassung der beobachteten Veränderungen am M^3 :

Im Gegensatz zu den M^{1-2} erweist sich am M^3 keiner der drei auftretenden Zusatzgrate als konstant. Sie unterliegen prozentualen Schwankungen, die durch unterschiedliche Zahnmuster bedingt sind.

Von den insgesamt sieben auftretenden Zahnmustern repräsentieren drei die Mehrzahl der Molaren an allen Fundstellen. Ähnlich wie am M^2 ist das absolute Maximum jeder Fundstelle im gleichen Zahnmuster verankert. Wenngleich die geringe Anzahl der Molaren in Sandelzhausen und Schönenberg bei der Interpretation zur Vorsicht mahnt, so schwanken doch diese Zahlen innerhalb der Fundstellen nur um 5 %. Die größte Aufsplitterung in verschiedene Muster findet sich an den Fundstellen Goldberg und Steinberg, was sicher in der großen Anzahl der überlieferten Exemplare begründet ist, die eine reellere Verteilung wiederspiegelt. Bei der Einteilung in Klassen (verschiedene Muster, gleiche Anzahl von Zusatzgraten) erweist sich dieselbe Tendenz wie bei M^{1-2}, doch weniger deutlich ausgeprägt. Die Molaren aus Sandelzhausen besitzen durchschnittlich die meisten Zusatzgrate.

Die prozentual häufigsten Trigongratverbindungen finden sich in Goldberg und Spitzberg, die prozentual wenigsten in Schönenberg. Verteilt auf Ein-, Zwei- oder Dreifachverbindungen ist das Maximum der einfachen Verbindungen in Goldberg, das der zweifachen Verbindungen in Goldberg und das der dreifachen Verbindungen ebenfalls in Goldberg zu beobachten.

Im Gegensatz zu den M^{1-2} ist an den M^3 keine deutliche Größenzunahme ausgeprägt. Die Mittelwerte von Länge und Breite steigen innerhalb der Abfolge der Fundstellen, doch sind die Unterschiede bezüglich der Fundstellen nicht signifikant.

Weitere Fundstellen mit Miodyromys aegercii:

Kleineisenbach:

Die Aussagen über die wenigen Exemplare von Miodyromys aegercii seien hier kurz zusammengefaßt.

P_4 : Ein Exemplar mit sechs Hauptgraten, aber ohne Zusatzgrat im Bereich zwischen Mesolophid und Posterolophid.

M_1 : 3 x Muster 1, 1 x Muster 6

M_2 : 1 x Muster 3, 2 x Muster 4

M_3 : 1 x Muster 1, 1 x Muster 2

Bemerkungen:
Interessant ist auch hier, daß die M_2 im Durchschnitt mehr Zusatzgrate besitzen als die M_1. Zwar liegen die Durchschnittswerte der M_1 im Bereich der Vertrauensrechtecke

von Goldberg - Steinberg, doch die entsprechenden Werte der M_2 deutlich über den Mittelwerten dieser Fundstellen.

P^4 : 2 x mit einem Grat innerhalb des Trigons

M^1 : 4 x Muster 2

M^2 : 5 x Muster 2

M^3 : 1 x Muster 2

Bemerkungen:
An allen M^{1-2} sind Anteroloph und Protoloph am Labialrand deutlich voneinander getrennt, alle Molaren zeigen das Muster 2. Die Durchschnittswerte der Molaren liegen nahe den Vertrauensrechtecken aus Goldberg und Steinberg.

Zusammenfassung:

Die mit Sicherheit jünger als Goldberg oder Steinberg einzustufende Fundstelle Kleineisenbach (siehe S.345) zeigt an allen oberen Molaren von Miodyromys aegercii das Zahnmuster 2, also nur einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Von den vier M_1 weisen drei Exemplare das Zahnmuster 1 auf, das nur in Goldberg bzw. Steinberg zu beobachten war, aber nie in Schönenberg und Sandelzhausen. Diese Beobachtungen lassen die Vermutung aufkommen, daß die sich schon in Goldberg bzw. Steinberg angedeutete Reduzierung der Zusatzgrate sich an jüngeren Fundstellen wie Kleineisenbach und Aumeister weiter fortgesetzt hat.

Hahnenberg (Ries):

Ebenfalls zu Miodyromys aegercii stelle ich den aus den miozänen Süßwasserkalken des Hahnenbergs überlieferten Schädel mit einer stark usierten Oberkieferreihe P^4 - M^3 ,

(Original zu SCHLOSSER 1884, Taf. VI, Fig. 27). Trotz der starken Usur (die Hauptgrate sind in Form tiefer Furchen wiedergegeben) läßt sich auch aufgrund der Größe eine Gattungszugehörigkeit erkennen. Die Hinteren Centrolophe sind deutlich kürzer als die Vorderen; ob Zusatzgrate vorhanden waren, läßt sich nicht mehr feststellen.

Steinheim:

Aus Steinheim liegt ebenfalls ein Bruchstück eines linken Unterkieferastes mit M_{1-3} vor, ebenfalls ein Original zu SCHLOSSER 1884, Taf. II, Fig. 46, den ich zu Miodyromys aegercii rechne. Die Zähne gehören dem relativ einfachen Zahnmuster 2 an, ihre Größe liegt im Bereich der Exemplare von Goldberg.

Großlappen:

Ebenfalls zu Miodyromys aegercii rechne ich die von STROMER 1928, 1940 als Dryomys hamadryas beschriebenen Reste eines Gliriden aus dem obermiozänen Flinz von Großlappen bei München. Dazu gehören auch ein P_4 re. und ein M_1 re., die sich unter dem überlieferten Material befanden, aber nicht von STROMER erwähnt wurden. Die morphologischen Einzelheiten aller Reste seien kurz zusammengefaßt:

P_4 : 2 x Muster 2, ohne Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid

M_1 : 1 x Muster 1, 1 x Muster 3, 1 x Muster 6

M_2 : 2 x Muster 2 (Vorderer Zusatzgrat sehr deutlich ausgeprägt)

M_3 : 2 x Muster 2

Bemerkungen:
Die vorderen Zusatzgrate der M_1 sind äußerst schwach angelegt.
M^2 : Der einzige erhaltene obere Molar zeigt ebenfalls das einfache Muster 2.

Zusammenfassung:

Bezogen auf die Vertrauensrechtecke von Goldberg bzw. Spitzberg liegen die M_1 von Aumeister noch in deren Bereich, die M_2 deutlich außerhalb. Die Zahnmuster der unteren Molaren und des einzigen oberen Molaren sind einfach, wenn man von den schwach ausgebildeten Zusatzgraten der M_1 im Vorderbereich absieht. Es scheint, daß - ähnlich wie in Kleineisenbach - eine Reduktion der Zusatzgrate im Vergleich zu den Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen vorliegt.

Sansan:

Wegen der spärlichen Angaben über Miodyromys aegercii aus Sansan durch BAUDELOT (1972, S. 330 - 336) sind mit der Form aus den Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse nur wenige Vergleiche möglich. Die besten Informationen aus Sansan sind noch über die M_{1-2} vorhanden. Mit Durchschnittsgrößen für die M_1 bei 1,34/1,22; M_2 bei 1,35/1,28 liegen sie exakt im Bereich der Vertrauensrechtecke der Sandelzhausener Exemplare. Die Zahnmuster entsprechen Gratkombinationen, wie sie auch aus süddeutschen Fundstellen bekannt sind. Ebenso verhält es sich mit den oberen Molaren. Da die M^1 und M^2 als M^{1-2} zusammengefaßt wurden und nur eine Gratkombination auftritt, wird hier nicht weiter darauf eingegangen. Für einen zahnmorphologischen Vergleich von Sansan mit den süddeutschen Fundstellen, speziell zur Frage der Altersstellung Sansan - Sandelzhausen, wäre mehr Material aus der französischen Fundstelle nötig.

Anwil:

Zu Miodyromys aegercii ist auch ohne jeden Zweifel der von ENGESSER (1972, S. 227) beschriebene Gliride VIII zu rechnen. Da über das Zahnmuster zu wenig Informationen vorliegen, können nur die Größen der M_1 mit denen der süddeutschen Fundstellen verglichen werden. Sie liegen im Bereich der Werte aus Goldberg und Steinberg, reichen aber mit den größeren Exemplaren bis zu den Werten von Kleineisenbach und Aumeister. Nach den Abbildungen zu schließen, scheinen sie mehr Zusatzgrate als die Sansaner Exemplare aufzuweisen.

Zusammenfassung der zahnmorphologischen Änderungen an Miodyromys aegercii im Verlauf der Fundstellenabfolge Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg - Steinberg und deren Deutung

Im Verlauf der angeführten Fundstellenabfolge ergibt sich für fast alle Molaren und Praemolaren eine Komplizierung von Schönenberg nach Sandelzhausen und eine anschließende Vereinfachung in den Fundstellen Goldberg und Steinberg. An den oberen und unteren Praemolaren äußert sich dies in einem Wechsel der Schwerpunktverteilung von mehr oder minder molarisierten Praemolaren, an den oberen und unteren Molaren in einer Zunahme und Abnahme von Zusatzgraten. Dies betrifft an den M_{1-2} vor allem den Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid sowie den zwischen Centrolophid und Mesolophid, an den M^{1-2} den Zusatzgrat zwischen den beiden Centrolophen und den zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Innerhalb desselben Zeitraumes erfolgt z. B. der Erwerb eines Zusatzgrates am M_1 schneller als am M_2, da die beiden Molaren in Schönenberg eine unterschiedliche Ausgangsposition (M_1 weniger Zusatzgrate) aufweisen. So springt die Schwerpunktverteilung der M_1 von Schönenberg

nach Sandelzhausen von einem Muster mit drei Zusatzgraten (Nr. 5) auf eines mit vier Zusatzgraten (Nr. 4), während an den M_2 im selben Zeitraum lediglich eine Schwerpunktverschiebung im Bereich desselben Musters (Nr. 4) erfolgte. Eine ähnliche Erscheinung läßt sich an den M^1 im Verhältnis zu den M^2 feststellen. Auffallend ist, daß die letzten oberen und unteren Molaren diesen Schwankungen in weitaus geringerem Maße unterworfen sind.

Von Schönenberg nach Sandelzhausen parallel und von Sandelzhausen nach Goldberg bzw. Steinberg entgegengesetzt (dem Gratanstieg und Gratabfall) verläuft die kontinuierliche Größenzunahme der oberen und unteren Molaren, wobei an den beiden letzten Fundstellen keine Differenzierung in Muster und Größe vorliegt, die eine Aussage über die relative Altersbeziehung der beiden Fundstellen zueinander zulassen würde.

Dieser Rückgang der Zusatzgrate von Sandelzhausen nach Goldberg bzw. Steinberg wird als Gratreduktion und nicht als Schwankung innerhalb einer Fundstellenabfolge gedeutet, da an den jüngeren Fundstellen wie z. B. Kleineisenbach nur noch einfache Zahnmuster mit wenigen Zusatzgraten vorhanden sind.

Einem aufmerksamen Beobachter der Zusatzgratverteilung für die oberen und unteren Molaren wird auffallen, daß bei einer vertauschten Anordnung der Fundstellen (Sandelzhausen - Schönenberg - Steinberg - Goldberg) eine weniger komplizierte Entwicklung - nämlich eine fortschreitende Reduktion der Zusatzgrate in zeitlicher Abfolge der Fundstellen - sich geradezu anbieten würde.
Dagegen gibt es einige Einwände, die nicht ohne weiteres zu entkräften sind. Die Entwicklung der Arten Miodyromys

praemurinus zu miocaenicus zeigt in allen wichtigen Details (siehe S.343), daß die Fundstelle Schönenberg aufgrund der Entwicklungshöhe von M. praemurinus älter sein muß als die Lokalität Sandelzhausen. Dazu kommt die Tatsache, daß an der Fundstelle Schönenberg das erstmalige Auftreten von Miodyromys aegercii verknüpft ist mit dem letztmaligen Vorkommen von Miodyromys hamadryas hamadryas, der an den älteren Molassefundstellen wie Langenmosen, Eitensheim und Adelschlag vorhanden ist. Ein weiteres Indiz gegen die vertauschte Anordnung der Fundstellen wäre die Kombination einer fortschreitenden Reduktion der Zusatzgrate mit einer Größenreduktion von Sandelzhausen nach Schönenberg und einer gewaltigen Größenzunahme in Goldberg bzw. Steinberg. Ob für die beiden letztgenannten Lokalitäten aus geologischen Gründen ein unterschiedliches Alter angenommen werden kann, ist nicht bekannt. Aus zahnmorphologischen Vergleichen beider Fundstellen, die kaum Differenzen aufweisen, kann man eine annähernd gleiche Entwicklungshöhe und somit eine kaum zeitlich differente Altersstellung ableiten.

Bleibt man bei der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg - Steinberg, so wird die Frage nach der doch ungewöhnlichen Regression bzw. Zäsur zwischen den Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg/Steinberg zu klären sein. Dafür bieten sich zwei verschiedene Lösungen an.

Die erste Deutung könnte mit dem Riesereignis in direktem Zusammenhang stehen. Nach dem Riesereignis war ein gewaltiges unbelebtes Areal (BOLTEN & GALL, 1978) entstanden, das Populationen, die von der Katastrophe verschont geblieben waren, neuen Lebensraum bot. Nach Aufkommen einer geringen Vegetation waren dabei bodenbewohnende Formen wie Miodyromys aegercii bevorzugt, die ideale Bedingungen vorfanden.

Da sich dieses Areal durch Klima und Vegetation von dem der weiteren Umgebung bzw. der früheren Bedingungen unterschied, wäre es durchaus möglich, daß sich aufgrund der unterschiedlichen Bedingungen (mangelnder Konkurrenzdruck, Anpassung an den neuen Lebensraum) Populationen herausbildeten, die sich in verschiedenen Details, u. a. dem Zahnmuster, von denen der weiteren Umgebung unterschieden. Im zoologischen Sinne wäre dies mit der Bildung einer neuen Rasse zu vergleichen.

Die zweite in Goldberg vertretene Art Microdryomys miocaenicus weist im Vergleich zu den in Sandelzhausen überlieferten Vertretern keine vergleichbaren zahnmorphologischen Tendenzen auf. Dies widerspricht nicht der obigen These, da diese Art als baumbewohnende Form gilt und erst mit oder nach dem Aufkommen einer entsprechenden Vegetation eingewandert sein könnte.

Eine zweite Deutung könnte in einem geographischen Häufigkeitsgefälle eines Allels zu vermuten sein, das die Zahnmorphologie beinhaltet. Dazu käme noch eine zeitliche Überlagerung (durch das unterschiedliche Alter der Molassefundstellen). Anhand von rezent-zoologischen Untersuchungen wurde eine derartige Erscheinung bei der rezenten Wühlmaus Microtus arvalis in Mitteleuropa am M^3 nachgewiesen (ZIMMERMANN 1935).

. . . . Miodyromys vagus n. sp.

(Taf. XVIII, Fig. 4 - 9)

Material: Hesselohe 1950 XXXI siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^1 re. Hesselohe 1950 XXXI 9

Derivatio nominis:
vagus = lat. umherschweifend, wegen des unruhigen, mehrfach unterbrochenen und verbundenen Gratverlaufs innerhalb des Trigons an M^{1-2} und der Vorderhälfte der M_{1-2}.

Artdiagnose:
Mittelgroßer, subhypsodonter Gliride der Gattung Miodyromys mit konkaver Kaufläche. M_{1-2} mit vier Zusatzgraten, verdicktem Lingualrand der Zahnvorderhälfte und Verbindung der Labialenden von Posterolophid und hinterstem Zusatzgrat. M^{1-2} mit deutlicher Trennung der Labialenden von Protoloph und Vorderem Centroloph, drei Zusatzgraten innerhalb des Trigons, davon einer labialrandlich im Quertal zwischen Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes gelegen. Am M^1 Metaloph senkrecht zur Zahnlängsachse, am M^2 s-förmig geschwungen.

Beschreibung des Holotyps:

M^1 re.: Hesselohe 1950 XXXI 9 Taf. XVIII, Fig. 8

Der Umriß des dreiwurzeligen Molaren gleicht einem abgerundeten Parallelogramm, da seine Hinterbreite etwas nach lingual versetzt ist. Die stark abgerundete, vordere Innenecke und der in einem gleichmäßigen Bogen verlaufende Protoloph identifiziert den Molaren als M^1. Der Verlauf der Grate, insbesondere der innerhalb des Trigons, ist eher un-

ruhig als geometrisch zu nennen. Neben den sechs Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph sind noch drei Zusatzgrate vorhanden. Der erste, fast ebenso lang wie der Vordere Centroloph, liegt zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Ein zweiter findet sich am Labialrand im Quertal zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph. Der dritte Zusatzgrat, ebenso kurz wie der zweite, steht zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Auffallend lang ist der Anteroloph. Er reicht von der Vorderseite der labialen Außenecke bis zur Mitte der lingualen Zahnbreite. Typisch für alle überlieferten M^1 ist der Verlauf der Grate Vorderster Zusatzgrat, Vorderer Centroloph und Hinterer Centroloph. Sie alle ziehen parallel dem Protoloph bzw. Anteroloph und in gleichem Abstand zueinander vom labialen Außenrand bogenförmig bis kurz vor das Metaloph. Dieser Grat steht als einziger senkrecht zur Zahnlängsachse und ist lingual mit dem Protoloph verbunden. Der Posteroloph zeigt eine sanfte, dem hinteren Zahnumriß entsprechende Krümmung zur Zahnmitte hin. Am Labialrand sind alle Grate voneinander isoliert, die Enden von Protoloph, Vorderem Centroloph und Metaloph sind deutlich verdickt und höher als die der anderen Grate. Am Lingualrand ist das Ende des Posterolophs vom erhöhten und verdickten Protoloph abgesetzt, aber nicht getrennt.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

Variation am M^1 : Die beiden übrigen Molaren zeigen wie der Holotyp die Trennung und Verdickung von Protoloph und Vorderem Centroloph sowie den kurzen Zusatzgrat im Quertal zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph. An einem Molaren existiert eine Verbindung der beiden Centrolophe und die Verbindung dieser Verlängerung mit dem Hinteren Zusatzgrat.

Am zweiten Molaren sind die Lingualenden von Vorderem Zusatzgrat, Vorderem Centroloph, Hinterem Centroloph und Hinterem Zusatzgrat miteinander verbunden.

P^4 re.: Hesselohe 1950 XXXI 24 Taf. XVIII, Fig. 7

Der dreiwurzelige Zahn mit gestreckt-ovalem Umriß zeigt eine konkave Kaufläche, er ist breiter als lang. Es sind vier Hauptgrate vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Metaloph, Posteroloph. Dazu kommt noch ein Zusatzgrat, etwa drei Viertel der Zahnbreite lang, den ich als Hinteren Centroloph interpretiere. Er liegt zwischen Protoloph und Metaloph, doch ist er an seinem Labialende mit dem Metaloph verbunden. Während Anteroloph und Posteroloph jeweils zur Zahnmitte hin gebogen sind, verläuft der Metaloph senkrecht zur Zahnlängsachse. Der Protoloph, der zunächst ebenfalls in dieser Richtung verläuft, biegt erst im unteren Drittel der Zahnbreite nach hinten lingual und vereinigt sich dort mit dem Metaloph. Sowohl am Labial- wie auch am Lingualrand sind Anteroloph und Posteroloph isoliert.

Variation: Zwei weitere Praemolaren - beide stark usiert - lassen dieselbe Zahl und Anordnung der Grate erkennen.

M^2 : li.: Hesselohe 1950 XXXI 15 Taf. XVIII, Fig. 9

Der Umriß des dreiwurzeligen, konkaven Zahnes ist gerundet-trapezoedrisch, da seine Hinterbreite geringer als seine Vorderbreite ist. Letzteres kennzeichnet ihn als M^2 . Der Molar besitzt dieselbe Anzahl von Haupt- und Zusatzgraten wie sein Vorgänger, jedoch ist deren Anordnung im Vergleich zum M^1 unterschiedlich. Der Anteroloph ist am Lingualrand von unterschiedlicher Stärke. Er beginnt zunächst schwach, einem Cingulum vergleichbar, bereits in der Mitte der Lingualrandbreite und schwillt erst im Bereich der vorderen

Innenecke unvermittelt zur gewohnten Stärke eines Hauptgrates an. Der Protoloph beschreibt nicht wie am M^1 eine gleichmäßige Krümmung von labial nach lingual, sondern ist zwei Richtungsänderungen unterworfen. Er läuft zunächst senkrecht zur Zahnlängsachse von labial nach lingual bis zur Kauflächenachse, schwenkt dann schräg nach lingual und biegt erst am Lingualrand - parallel zum Zahnumriß - nach hinten. Die Grate innerhalb des Trigons folgen dieser Richtungsänderung des Protolophs. Lediglich der hintere Zusatzgrat steht senkrecht zur Zahnlängsachse. An vorliegendem Exemplar sind Vorderer Centroloph und vorderer Zusatzgrat zweifach miteinander verbunden, zum einen in der Zahnmitte und zum anderen an ihren Lingualenden. Ebenfalls an ihren Lingualenden verbunden sind Hinterer Centroloph und hinterer Zusatzgrat. Der Metaloph beschreibt von labial nach lingual eine s-förmige Krümmung und verbindet sich am Zahnrand mit dem Protoloph. Der Posteroloph ist entsprechend dem Umriß des Zahnhinterrandes zur Zahnmitte hin gebogen. Am Labialrand sind alle Grate bis auf die bogenförmig verbundenen Enden von Hinterem Centroloph und Metaloph voneinander getrennt.
Variation: Die Grate und ihre Verbindungen innerhalb des Trigons unterliegen starken Schwankungen. In der Regel sind Verbindungen zwischen Vorderem Zusatzgrat und Vorderem Centroloph, Vorderem Centroloph und Vorderem Zusatzgat, Vorderem und Hinterem Centroloph häufig. Doch liegen diese Verbindungsstellen innerhalb der Grate nicht immer an den Lingualenden. An allen überlieferten Molaren bleibt die grundsätzliche Anzahl der Grate und Zusatzgrate ebenso erhalten wie die Labialrandtrennung zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph.

M^3 : nicht überliefert.

Unterkiefer:

P_4 li.: Hesselohe XXXI 22 Taf. XVIII, Fig. 4

Der P_4, dessen dreieckig-gerundete Wurzel lingual und labial durch eine Furche eingeschnürt ist, zeigt einen gerundet-trapezoedrischen Umriß. Seine Vorderbreite ist deutlich geringer als seine Hinterbreite. Die Gratabfolge der Zahnhinterhälfte (Mesolophid, hinterer Zusatzgrat, Posterolophid) zeigt zwei Besonderheiten. Das Mesolophid ist zweifach unterbrochen; der hintere Zusatzgrat ist halbkreisförmig angelegt. Er verläuft zunächst parallel dem Posterolophid, biegt aber labialwärts durch die zwischen den beiden Teilstücken des Mesolophides entstandene Lücke nach vorne zur Zahnmitte. Die kreisförmige Gratkonfiguration der Zahnvorderhälfte ist aus folgenden Graten zusammengesetzt: Ein vor dem Quertal (zwischen Zahnvorder- und -hinterhälfte) auftauchender Grat (Metaconid) bildet lingual den Zahnrand (Anterolophid) und biegt am Scheitelpunkt des Zahnvorderrandes (Protoconid) halbkreisförmig über die Zahnmitte nach hinten (Metalophid), bleibt aber durch eine schmale Kerbe vom Metaconid getrennt. Von dem zwischen Zahnmitte und lingualem Außenrand des Zahnes gelegenen Teilbereich des Metalophides zweigt ein kurzer, dünner Grat - parallel dem Lingualrand des Zahnes - in die kreisförmige Gratanordnung und endet in deren Mitte. Labialwärts des Protoconides - vor dem Mesoconid - findet sich ein weiterer, kurzer Grat.

Variation: Wie am M^{1-2} die Partie innerhalb des Trigons großen Schwankungen unterliegt, so ist hier die Vorderhälfte des Praemolaren einschließlich des Mesolophides in Gratanordnung und Verbindung sehr variabel. An zwei Exemplaren ist das Mesolophid unterbrochen. Grob schematisch gesehen, könnte man die Anordnung der Vorderpartie aller P_4 in Form der Zahl Drei sehen, wobei alle Verbindungen innerhalb der nach innen gerichteten Arme möglich sind.

M_1 re.: Hesselohe 1950 XXXI 5 Taf. XVIII, Fig. 5

Der Umriß des dreiwurzeligen, konkaven Zahnes ist trapezoedrisch-gerundet, seine Vorderbreite ist schmäler als seine Hinterbreite. Die Grate der Vorderhälfte des Zahnes nach dem Anterolophid sind nur im Vergleich mit den Exemplaren der überlieferten M_2 zu identifizieren, da sie an vorliegendem Zahn extrem zergliedert sind. Die nach dem Anterolophid folgenden vier untereinander liegenden Kurzgrate erweisen sich von labial nach lingual als folgende Grate: Der erste und zugleich längste mit seiner deutlichen Labialrandverdickung als Metalophid, der zweite als Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid, der dritte als Verlängerung des Protoconides und der lingualst gelegene als Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid. Nach rückwärts folgt weiter der zweifach unterbrochene, aber mit dem Lingualrand verbundene Centrolophid, dahinter ein weiterer isolierter, längerer Zusatzgrat. Die Hinterhälfte des Zahnes setzt sich - wie gewohnt - aus Mesolophid, hinterem Zusatzgrat und Posterolophid zusammen. Es liegt also jeweils zwischen zwei von fünf Hauptgraten ein Zusatzgrat. Am Lingualrand sind Anterolophid und Centrolophid miteinander ebenso verbunden wie Mesolophid und Posterolophid. Das Quertal zwischen Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes ist durch einen nach rückwärts gerichteten Ausläufer des Lingualrandes verengt. Am Labialrand sind die Enden von Anterolophid und Mesolophid verdickt und isoliert, das Posterolophid und der hinterste Zusatzgrat miteinander verbunden.

Variation: keine, da einzig überlieferter M_1 .

M_2 re.: Hesselohe XXXI 1950 12 Taf. XVIII, Fig. 6

Der dreiwurzelige M_2 unterscheidet sich vom M_1 durch seinen gerundet-rechteckigen Umriß, die deutlich geringere

Länge und den labial ausgebuchteten Hinterrand des Zahnes. Neben den fünf Hauptgraten finden sich wieder vier Zusatzgrate, je einer zwischen zwei Hauptgraten gelegen. Mit Ausnahme des Anterolophides sind alle Haupt- und Zusatzgrate mehr oder weniger deutlich nach vorne gebogen. Die Lingualenden von Metalophid und Centrolophid sind vom stark aufgewölbten Lingualrand des Zahnes isoliert. Dort besteht noch eine Verbindung des dritten Zusatzgrates mit dem Lingualrand und die gewohnte Vereinigung von Mesolophid und Posterolophid. Am Labialrand sind die Gratenden von Metalophid und Mesolophid verdickt und voneinander isoliert, Posterolophid und hinterster Zusatzgrat sind miteinander verbunden.

Variation: Von den übrigen drei überlieferten Exemplaren sind zwei so stark usiert, daß zwar Einzelheiten nicht mehr, aber an beiden M_2 jeweils vier Zusatzgrate zu erkennen sind. Am dritten Zahn existieren Querverbindungen und Gratauflösungen innerhalb der Grate Vorderer Zusatzgrat, Metalophid, zweiter Zusatzgrat, Centrolophid, dritter Zusatzgrat.

M_3 : nicht überliefert.

Diskussion:

Um verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen, bereits bekannten Formen knüpfen zu können, ist es nötig, zunächst zu klären, welche Merkmale an der neuen Form von übergeordneter Bedeutung sind. Trotz der Aufsplitterung, Zergliederung und unregelmäßigen Verbindungen der Grate in der Vorderhälfte der unteren Molaren und innerhalb des Trigons an den oberen Molaren, die nach den bisherigen Beobachtungen weit über das Maß einer normalen Variation hinausreichen, bleibt doch der Grundplan erhalten, wie er in der Artdiagnose gegeben wurde.

Gemeinsamkeiten mit Miodyromys aegercii sind vor allen in der Ausbildung der labial getrennten Grate Protoloph und Vorderer Centroloph sowie der lingualen Verbindung Protoloph - Posteroloph zu erkennen. Auch das grundlegende Schema des Zahnmusters der Praemolaren, speziell des P^4 mit Hinterem Centroloph erinnert an diese Art, doch haben mich folgende Merkmale bewogen, die Exemplare aus Hesselohe als eigene Art der Gattung Miodyromys aufzufassen: An den unteren Molaren ist dies die Verbindung des letzten Zusatzgrates mit dem Posterolophid und die Verengung des Quertales zwischen Metalophid und Centrolophid. An den oberen Molaren die fast vollständige Ausfüllung des Raumes zwischen Protoloph und Metaloph durch die beiden Centrolophe, deren Verbindungen und die dazwischen liegenden Zusatzgrate. Die in genannter Reihe abnehmende Länge der Grate Vorderer Zusatzgrat, Vorderer Centroloph ist an allen Exemplaren der M^{1-2} verwirklicht. Diese Erscheinung ist auch an Exemplaren von Miodyromys aegercii an jüngeren Fundstellen, aber nur an den M^2, festzustellen, wie dies die Fig. 3 und 16 der Taf. XVIII beweisen, doch fehlt diese Kombination an den M^1.

Neben den schon erwähnten Gemeinsamkeiten mit Miodyromys aegercii existieren in bezug auf Größe und morphologische Ausbildung keinerlei vergleichbare Gattungen bzw. Arten in den älteren oder jüngeren Teilen der Oberen Süßwassermolasse.

In einem von Prof. Fahlbusch aufgesammelten Vergleichsmaterial aus Vieux-Collonges sind zwei M^2 enthalten, die die entsprechende Anzahl und Konfiguration von Graten aufweisen, wie dies an den Exemplaren von Hesselohe der Fall ist. Doch fehlen dort die Zergliederungen und unregelmäßigen Verbindungen der Grate innerhalb des Trigons.

Zusammenfassung:

Die vorliegenden Reste der neuen Art sind bis jetzt nur an der Fundstelle Hesselohe (MN 5) beobachtet worden. Sie weisen zwar aufgrund ihres Zahnmusters Gemeinsamkeiten mit der Art Miodyromys aegercii auf, werden aber wegen der Ausbildung der M^{1-2} und des verengten Quertales zwischen Centrolophid und Posterolophid an den unteren Molaren als neue Art ausgeschieden. Nahe verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu unveröffentlichten Gliriden aus Vieux-Collonges.

Diskussion zur Gattungsdefinition Miodyromys - Pseudodryomys:

An dieser Stelle sei nochmals auf die unterschiedlich gehandhabten Diagnosen der Gattungen Miodyromys und Pseudodryomys eingegangen. Die Aussage von DE BRUIJN & MOLTZER (1974, S. 134) bezüglich der Form Pseudodryomys aff. ibericus aus Rubielos des Mora: "Pseudodryomys - Miodyromys - like Gliridae occur in S. W. Europe from the 'Aquitanien' to the Late Middle Miocene (La Grive)." zeigt das Ausmaß der Verwirrung. Die Autoren zählen in dieser Arbeit die Hauptgründe auf, die dazu beitrugen. Zum einen waren es Arbeiten von DE BRUIJN 1966, der bei der Neubeschreibung der Arten ibericus und simplicidens nicht nachweisen konnte, ob es sich dabei nur um Morphotypen oder Arten (im paläontologischen Sinne) handelte. Zum anderen bezog sich der Teil der Gattungsdiagnose von Miodyromys durch BAUDELOT (1972, S.330): "Elle (Miodyromys) diffère de Pseudodryomys par le protoloph et le métaloph qui s'unissent séparément au bord interne." auf eine Gratausbildung, die wiederum mit der Typusart von Pseudodryomys gemeinsam war und mit der Gattungsfassung collidierte.
Der erste Einwand kann durch das aus Spaltenfüllungen und Molassefundstellen vorliegende Material von Pseudodryomys entkräftet werden. Nach den Befunden aus den wenigen Spal-

tenfüllungen und Fundstellen der oberen Süßwassermolasse war eine Vereinfachung des Zahnmusters der Art ibericus - wie sie DE BRUIJN für die spanischen Fundstellen annahm - nicht festzustellen, sondern beide Arten (ibericus und simplicidens) sind hier deutlich voneinander zu trennen. Eine Verwechslung von Pseudodryomys ibericus mit annähernd ähnlich gebauten Formen, nämlich den zu Miodyromys hamadryas hamadryas oder Miodyromys hamadryas biradiculus gerechneten Exemplaren war nicht möglich, da alle ibericus-Exemplare dasselbe Zahnmuster (eine Verlängerung der Centrolophfortsetzung in der Zahnmitte zum Metaloph) aufweisen, wie es an der Abbildung des Holotyps zu erkennen ist (DE BRUIJN 1966, Taf. II, Fig. 5). Dazu kommt noch, daß die Exemplare von ibericus deutlich größer sind und kräftigere und höhere Grate aufweisen.

Somit besteht also für den süddeutschen Raum kein zwingender Grund, die stratigraphische und morphologische Reichweite der Art Pseudodryomys ibericus aufgrund von Morphotypen bis in das Niveau von MN 2 b zu erweitern, wie dies nach den Untersuchungen von DAAMS 1974 anhand der Calatayud-Daroca-Faunen festgestellt wurde.
Der zweite Einwand - das der Gattung Miodyromys und der Typusart von Pseudodryomys gemeinsame Merkmal - kann durch die hier vorgelegte Neufassung der Gattungsdiagnose von Miodyromys entkräftet werden, die das von BAUDELOT betonte Merkmal nicht mehr enthält.

Phylogenetische Interpretation der Arten von Miodyromys und Zusammenfassung:

Aus der einfach gebauten Unterart Miodyromys hamadryas biradiculus der Spaltenfüllungen (MN 3 - MN 5) entwickelt sich in direkter Linie die jüngere Unterart Miodyromys hamadryas hamadryas der ältern Molassefundstellen (MN 5 - MN 6).

Zahnmorphologisch dokumentiert sich dieser Übergang in einer Größenzunahme, einer Molarisierung des P^4, einem prozentualen Anstieg der Zusatzgrate in den Zähnen des Ober- und Unterkiefers sowie einer Teilung der Vorderwurzel an den unteren Molaren M_{2-3}. Dies entspricht einer Komplizierung des Gebisses.

Das gemeinsame Auftreten von Miodyromys hamadryas hamadryas und Miodyromys aegercii an der Fundstelle Schönenberg (MN 6), die Gemeinsamkeiten des Zahnmusters, die unterschiedliche Größe und Komplizierung der M_{1-2}^{1-2} läßt auf eine zeitlich früher erfolgte Abtrennung der Art aegercii aus einem breiten Spektrum einer hamadryas hamadryas-Population schliessen. Die innerartliche Entwicklung von aegercii (Größenzunahme, aber nach einer Komplizierung eine Regression zu einfacheren Zahnmustern) wird als Reaktion auf lokale Ereignisse (Rieskatastrophe) gedeutet. Im Gegensatz zu den Fundstellen Anwil und La Grive finden sich in der süddeutschen Molasse keine zeitlich äquivalenten Faunen, die beide Formen (hamadryas hamadryas und aegercii) enthalten. Die Art Miodyromys vagus an der Fundstelle Hesselohe (MN 5) zeigt morphologische Beziehungen zu unveröffentlichtem Material aus Vieux-Collonges.

Die Frage, welche phylogenetischen Zusammenhänge zwischen aegercii (an den jüngeren Molassefundstellen wie Kleineisenbach) und den vallesischen Formen von Peridyromys dehmi, Peridyromys nombrevillae und Peridyromys multicrestatus aus Pedregueras und Nombrevilla bestehen, kann hier nicht geklärt werden.
Als Vorläufer der Unterart Miodyromys hamadryas biradiculus kommt nur ein sehr einfach gebauter Gliride (fast ohne Zusatzgrate und ohne geteilte Vorderwurzeln) in Betracht, ein Zahnmuster, wie es an den Molaren von Myomimus murinus (POMEL) verwirklicht ist.

2.2.3 Prodryomys nov. gen.

Gattungsdiagnose:
Kleinwüchsige Gliriden mit mäßig konkaver Kaufläche und relativ niederen Graten, entsprechend dem Bauschema der rezenten Gattung Dryomys. M^{1-2} mit fast rechtwinkligem Verlauf der Labialenden von Hinterem Centroloph und Metaloph. M^2 mit weitem Gratabstand von Protoloph und Metaloph in der Zahnmitte, ähnlich der rezenten Art Dryomys nitedula (PALLAS). M_2 deutlich größer als M_1.

Typusart: Prodryomys satus n. sp.

Derivatio nominis:
pro = lat. nach Beschaffenheit dessen; wegen der Ähnlichkeit des Zahnbaues mit der rezenten Gattung Dryomys.

2.2.3.1 Prodryomys satus n. sp.

(Taf. II, Fig. 1 - 7)

Material: Sandelzhausen 1959 II siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^2 li.; Sandelzhausen 1959 II 827

Derivatio nominis:
satus = lat. in weitem Abstand gesetzt; wegen des weiten Abstandes von Protoloph und Metaloph in der Zahnmitte.

Typuslokalität: Sandelzhausen (MN 6)

Artdiagnose:
Art der Gattung Prodryomys. Untere Molaren mit maximal zwei

Zusatzgraten, Vorderhälfte des M_2 deutlich breiter als Hinterhälfte. Alle unteren Molaren immer breiter als lang. Vorderer Centroloph der oberen Molaren immer länger als Hinterer, mindestens ein Zusatzgrat vorhanden.

Beschreibung des Holotypus:

M^2 li.: Sandelzhausen 1959 II 826 Taf. II, Fig. 6

Der dreiwurzelige, schwach konkave Zahn zeigt einen gerundet-rechteckigen Umriß, er ist deutlich breiter als lang. Neben den Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph ist noch die schmale Erhebung eines Zusatzhügelchens zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph zu erwähnen. Sowohl die beiden ersten als auch die beiden letzten Grate verlaufen entsprechen dem konvexen Zahnvorder- und -hinterrand annähernd parallel zueinander. So ist der Gratabstand im Bereich der Kaumuldenachse zwischen den Graten am größten, so daß im Gegensatz zum M^1 ein weiter Zwischenraum entsteht. In dessen Mitte vereinigen sich die beiden Centrolophe im Bereich des labialen Drittels der Zahnbreite und ihr gemeinsames Verbindungsstück reicht noch eine kurze Strecke über die Zahnmitte nach lingual, ohne jedoch den Lingualrand zu berühren. Am Lingualrand ist der Anteroloph von der gemeinsamen Verbindung Protoloph - Metaloph - Posteroloph durch eine seichte, aber deutliche Kerbe getrennt. Am Labialrand sind mit Ausnahme der Verbindungen Protoloph - Vorderer Centroloph; Metaloph - Hinterer Centroloph die übrigen Hauptgrate voneinander isoliert. Ein weiteres charakteristisches Merkmal dieses Zahnes und aller restlichen M^2 ist der Verlauf von Anteroloph und Posteroloph an ihren Labialenden. Sie nähern sich dem Protoloph bzw. dem Metaloph, enden aber deutlich unterhalb der nach labial gerückten Hügel von Paraconus und Metaconus.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

P^4 li.: Sandelzhausen 1959 II

Der dreiwurzelige, am Labialrand beschädigte Praemolar besitzt einen ovalen Umriß. Von den Graten ist noch Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph zu erkennen, ebenso ein Zusatzgrat zwischen dem zweiten und dritten Hauptgrat. Am Lingualrand sind alle vier Hauptgrate miteinander verbunden. Wegen der starken Usur und der Beschädigung wurde auf eine Abbildung verzichtet.

M^1 li.: Sandelzhausen 1959 II 826 Taf. II, Fig. 5

Der dreiwurzelige, schwach konkave Zahn zeigt einen gerundet-rechteckigen Umriß, er ist immer breiter als lang. Die vordere Innenecke der Krone ist im Gegensatz zu den übrigen Ecken stärker abgerundet. An Hauptgraten sind vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Zusatzgrate fehlen. Vorderer und Hinterer Centroloph sind in der Zahnmitte miteinander verschmolzen und ihr gemeinsames Verbindungsstück läuft noch ein kurzes Stück nach lingual, ohne jedoch mit dem Lingualrand in Verbindung zu treten. Am Labialrand endet der Anteroloph isoliert, der Protoloph und der Vordere Centroloph sind im spitzen Winkel miteinander verbunden. In der Hinterhälfte des Zahnes sind Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph bogenförmig am Labialrand zusammengefaßt. Ein weiteres charakteristisches Merkmal liegt im Verlauf der Grate Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Nach dem Passieren der Zahnmuldenachse verlaufen sie parallel mit annähernd gleichem Abstand zueinander, nach labial bis kurz vor den Kronenrand. Dieser Verlauf gibt dem M^1 ein charakteristisches Gepräge; da dabei die Hinterhälfte des Zahnes stark betont wird.

M^3 li.: Sandelzhausen 1959 II 828 Taf. II, Fig. 7

Der einzige überlieferte dreiwurzelige M^3 mit gerundet-trapezoedrischem Umriß gleicht dem entsprechenden Zahn des rezenten Dyromys nitedula intermedius L. Es sind nur sechs Hauptgrate vorhanden. Während die ersten drei mehr oder weniger senkrecht zur Zahnlängsachse verlaufen, sind Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph deutlich nach außen geneigt. Im Gegensatz zu Anteroloph und Posteroloph, die parallel dem Vorder- und Hinterrand des Zahnes gebogen sind, divergieren die s-förmigen Grate Protoloph und Metaloph von lingual nach labial. Der Hintere Centroloph ist länger als der Vordere, beide voneinander isoliert. Am Labialrand sind Anteroloph und Posteroloph isoliert, Protoloph und Vorderer Centroloph sowie Hinterer Centroloph und Metaloph jeweils miteinander verbunden. Am Lingualrand vereint ein Endoloph die beiden ersten und letzten Hauptgrate.

Unterkiefer:

P_4 li.: Sandelzhausen 1959 II 822 Taf. II, Fig. 1

Der Umriß des zweiwurzeligen Zahnes ist gestreckt-oval, seine Hinterbreite größe als seine Vorderbreite. Es sind nur die vier Hauptgrate Anterolophid, Metalophid, Mesolophid und Posterolophid vorhanden. Sie formen aufgrund ihrer Labialverbindung ein Oval, doch ist an dessen Innenseite die Verbindung Metaconid - Metalophid ausgespart. Lingual sind Mesolophid und Posterolophid miteinander verbunden.

M_1 li.: Sandelzhausen 1959 II 823 Taf. II, Fig. 2

Der schwach konkave, vermutlich zweiwurzelige (beschädigte) Molar besitzt einen gerundet-rechteckigen Umriß. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid,

Mesolophid und Posterolophid sind noch zwei Zusatzgrate vorhanden. Der erste, zwischen Anterolophid und Metalophid gelegen, hat die Form eines gestreckten Hügelchens; der zweite liegt zwischen den beiden letzten Hauptgraten und erreicht die Länge des Centrolophids. Am Lingualrand sind Anterolophid und Centrolophid bogenförmig miteinander verbunden, das Lingualende des Metalophids endet davor. Auch Mesolophid und Posterolophid zeigen eine entsprechende bogenförmige Verbindung. Am Labialrand sind Anterolophid und Metalophid miteinander verbunden. Das Labialende des Metalophid ist im Gegensatz zu der gleichförmigen Labialkrümmung von Metalophid und Posterolophid fast rechtwinklig nach vorne abgebogen.

M_2 li.: Sandelzhausen 1959 II 824 Taf. II, Fig. 3

Der bemerkenswerteste Unterschied zum oben beschriebenen M^1 liegt in der Verbreiterung seiner Vorderhälfte. Die Zahl und Anordnung der Grate und Zusatzgrate ist dieselbe wie am M_1 mit Ausnahme der Grate Metalophid und Mesolophid, die von lingual schräg nach vorne labial geneigt sind.

M_3 re.: Sandelzhausen 1959 II 825 Taf. II, Fig. 4

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist gerundet-dreieckig und verschmälert sich kontinuierlich von vorne nach hinten. Neben den fünf Hauptgraten findet sich noch ein kurzer, isolierter Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid. Auffällig ist das fast rechtwinklig nach vorne abknickende Labialende des Mesolophids und der Parallelverlauf der schräg zur Zahnlängsachse gerichteten Grate Anterolophid, Metalophid und Mesolophid.

Bemerkungen:

Ein weiterer M_1 und M_2 zeigen dieselben Merkmale wie die oben beschriebenen Exemplare. Von drei M^1 ist neben der konstanten Verbindung von Vorderem und Hinterem Centroloph sowie einem Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph an einem Exemplar ein zweiter Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph vorhanden. Von den beiden übrigen M^2 besitzt nur einer einen Zusatzgrat hinten; beide Exemplare zeigen aber deutlich die schon an den M^{1-2} beobachtete Verbindung der beiden Centrolophe.

Diskussion:

Die vorliegenden Einzelzähne aus Sandelzhausen besitzen im Zahnmuster eine Anzahl von Merkmalen, deren Kombination nur an der rezenten Art Dryomys nitedula (PALLAS) zu beobachten ist. Im Oberkiefer sind dies die Umrisse der Zähne P^4 - M^3 (besonders markant der abgerundete Hinter- und Vorderrand der Molaren), die Divergenz der Grate Metaloph und Protoloph im Bereich der Zahnmitte sowie die spitzwinkelige Verbindung von Protoloph und Vorderem Centroloph am Labialrand des M^1. Im Unterkiefer bestehen die Gemeinsamkeiten mit der rezenten Gattung und Art in der übergroßen Breite des M_2, der Zahl und Anordnung der Zusatzgrate, der Ausdünnung des Centrolophids nach labial und der rechtwinkligen, hufartigen Ausbildung des Mesolophides am Labialrand.

Unterschiede zur rezenten Art liegen in den Zähnen des Unterkiefers mit der Trennung des Lingualrandes zwischen Centrolophid und Mesolophid, in den Zähnen des Oberkiefers der weit weniger spitzen und hohen Ausbildung von Paraconus und Metaconus; auch reichen am M^1 Anteroloph und Posteroloph ebenso weit nach labial wie Protoloph und Metaloph. Ein weiterer Unterschied liegt in der seichten, aber deutlichen Einkerbung des Lingualrandes zwischen Anteroloph und

Protoloph. Fossile Formen, die eine nur annähernde Übereinstimmung im Zahnbau erkennen lassen, sind äußerst selten. Die einzige noch vergleichbare Form - außer der rezenten Gattung - stammt aus dem Pleistozän.

Die durch KRETZOI 1959 und DE BRUIJN & VAN DER MEULEN 1975 veröffentlichten Zähne von Dryomimus eliomyoides bzw. aff. eliomyoides aus Csarnota bzw. Tourkobounia 1 (Pleistozän) zeigen schon wegen des deutlich vom Lingualrand getrennten Anterolophs der M^{1-2} und der annähernd gleichen Vorder- und Hinterbreite des M_2 eine weitaus geringere Ähnlichkeit mit der rezenten Art Dryomys nitedula (PALLAS) als die oben beschriebene Form aus Sandelzhausen.
Mit der Überlieferung dieser Zähne aus Sandelzhausen werden die ältesten Reste einer fossilen Schlafmaus bekannt, die in einem Großteil ihrer Merkmale mit der rezenten Form Dryomys nitedula (PALLAS) übereinstimmt. Doch wird diese Form aufgrund ihres zeitlichen Abstandes und der unterschiedlichen Merkmale nicht der bereits etablierten Gattung Dryomimus KRETZOI zugeordnet, sondern als selbständige, neue Gattung Prodryomys beschrieben.
Als Vorläufer dieser Form aus Sandelzhausen kann nur eine Art in Betracht gezogen werden, deren M^2 ebenfalls einen im Bereich der Zahnmitte divergierenden Verlauf von Protoloph und Anteroloph aufweist. Unter dem bisher nicht publizierten Material aus der mittelmiozänen Spaltenfüllung Erkertshofen (MN 4), welches dem Formenkreis Peridyromys brailloni angehört, findet sich ein hoher Anteil derartig gebauter Zähne. Damit kann angenommen werden, daß die vorliegende Form aus Sandelzhausen vermutlich einem Derivat der Art brailloni entstammen könnte und als Stammform der Gattungen Eliomys und Dryomys zu betrachten ist.

2.2.4 Gattung Eliomys WAGNER, 1843

Typusart: Eliomys melanurus WAGNER, 1843

Eliomys assimilis n. sp.

(Taf. XIII, Fig. 11 - 16)

Material: Hammerschmiede 1973 XIX siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M^1 re. Hammerschmiede 1973 XIX 252

Typlokalität: Hammerschmiede (MN 9)

Derivatio nominis:
lat. assimilis = in seiner Ähnlichkeit einer Sache nahekommend, wegen der Ähnlichkeit des M_3 mit der rezenten Art.

Artdiagnose:
Art der Gattung Eliomys. M_{1-2} mit Zusatzgraten in der Zahnhinterhälfte und geteiltem Lingualrand. M_3 in seiner Vorderhälfte stark reduziert, ohne Centrolophid und auf die Zahnmitte beschränktem Metalophid. Obere Molaren mit mindestens einem Zusatzgrat innerhalb des Trigons und zwei Centrolophen. Labialverbindung von Protoloph und Vorderem Centroloph bzw. Hinterem Centroloph und Metaloph weitstehend und rechteckig gerundet.

Beschreibung des Holotypus:

M^1 re.: Hammerschmiede XIX 252 Taf.XIII, Fig.14

Der Umriß des dreiwurzeligen Zahnes ist fast gerundet-quadratisch, jedoch mit leicht schräg nach vorne verlaufendem Lingualrand. Diese Schrägstellung identifiziert den Molaren als M^1. Die Zahnmuldenachse verläuft parallel der Längsachse des Zahnes. Neben den sechs Hauptgraten Anteroloph, Proto-

loph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph finden sich noch zwei Zusatzgrate in Form von kleinen Hügeln. Der vordere liegt in der Zahnmitte zwischen Protoloph und etwas unterhalb des Vorderen Centrolophs, der hintere zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Der schwach s-förmig geschwungene Protoloph und der schwach spiegelverkehrt s-förmig verlaufende Metaloph divergieren vom Lingualrand weg, laufen aber nach dem Passieren der Depressionsachse parallel zum Labialrand. Vorderer und Hinterer Centroloph vereinigen sich in der Zahnmitte, und ihre gemeinsame Verbindung mündet in der Mitte des Zahnes rückwärts in den Metaloph. Die am Labialrand gelegene Verbindungsstelle von Protoloph und Vorderem Centroloph (Paraconus) ist ungeteilt, während Hinterer Centroloph und Metaloph deutlich voneinander getrennt sind. Am Labialrand enden Anteroloph und Posteroloph isoliert, am Lingualrand sind alle Hauptgrate mit Ausnahme der Centrolophe miteinander verbunden.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

M^2 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 253 Taf. XIII, Fig. 15

Die deutlich weniger breite Hinterhälfte des dreiwurzeligen, schwach konkaven Zahnes weist ihn als M^2 aus. Neben den sechs Hauptgraten findet sich ein kurzer Zusatzgrat im Bereich der Zahnmitte zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Der Vordere Centroloph ist deutlich länger als der Hintere und erstreckt sich etwa zwei Drittel der Zahnbreite nach lingual. Die labialen Verbindungen von Protoloph und Vorderem Centroloph sowie von Hinterem Centroloph und Metaloph sind ungeteilt. Am Labialrand ist nur der Anteroloph isoliert, der Posteroloph mit dem Metaloph verbunden, am Lingualrand alle Hauptgrate außer den beiden Centrolophen durch ein Endoloph miteinander verbunden.

M^3 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 254 Taf. XIII, Fig. 16

Der dreiwurzelige Molar besitzt aufgrund seiner verschmälerten Hinterbreite einen gerundet-trapezoedrischen Umriß. So verlaufen Anteroloph und Posteroloph parallel dem Zahnvorder- bzw. -hinterrand, während die von lingual nach labial divergierenden Grate Protoloph und Metaloph im spitzen Winkel zum nahen Kronenrand ziehen. Der Vordere Centroloph ist kürzer als der Hintere, verläuft parallel dem Protoloph und erstreckt sich bis zur Zahnmitte. Der Hintere, halb so lang wie der Vordere, liegt parallel dem Metaloph. Am Labialrand sind alle Grate voneinander isoliert, am Lingualrand die Hauptgrate mit Ausnahme der beiden Centrolophe in einem Endoloph vereint.

Unterkiefer:

M_1 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 249 Taf. XIII, Fig. 11

Der stark usierte, dreiwurzelige M_1 besitzt bis auf seine doppelbogenförmig gestaltete Labialseite einen gerundet-rechteckigen Umriß. Seine Vorderbreite ist geringer als seine Hinterbreite. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid findet sich noch ein langer, in sich gegliederter Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid. Die Quertallücke zwischen Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes ist verengt. Am Lingualrand sind die drei ersten Hauptgrate miteinander verbunden, in der Hinterhälfte des Zahnes endet der Mesolophid kurz vor der Lingualrandverengung des Quertales, während der Hintere Zusatzgrat mit dem Lingualrand verbunden ist. Am Labialrand sind Posterolophid und Mesolophid isoliert.

M_2 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 250 Taf. XIII, Fig. 12

Der usierte M_2 besitzt einen gerundet-trapezoedrischen Umriß.
Wie am M_1 findet sich dieselbe Zahl und Anordnung der Grate sowie der eingebuchtete, aber geschlossene Lingualrand.

M_3 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 251 Taf. XIII, Fig. 13

Der besonders charakteristische Zahn ist der dritte untere Molar. Der schwach konkave Zahn, dessen Wurzelzahl wegen Beschädigung nicht mehr festzustellen ist, bietet nicht nur denselben dreieckig-gerundeten Umriß wie der entsprechende Zahn des rezenten Eliomys quercinus, sondern auch seine Hauptgrate sind entsprechend reduziert. Sein Vorderrand besteht nicht - wie zunächst zu vermuten ist - allein aus dem Anterolophid, sondern aus zwei Graten: im Labialbereich aus dem Metalophid und weiter lingualwärts aus dem Anterolophid. Diese Anordnung kommt einer Reduzierung der Zahnvorderhälfte gleich. Neben den beiden erwähnten Hauptgraten sind noch Mesolophid und Posterolophid vertreten. Anterolophid, Metalophid und Posterolophid sind zum Vorder-, Lingual-, und Hinterrand des Zahnes verschmolzen. Das Centrolophid ist als kleiner, nach vorne gebogener Grat isoliert in der lingualen Zahnhälfte auszumachen. Das Mesolophid - vom Lingualrand isoliert - ist am Labialrand mit dem Posterolophid verbunden. Lediglich das Metalophid endet am Labialrand frei.

Bemerkungen:
Außer den beschriebenen Exemplaren sind noch ein M_1 und ein M^3 überliefert. Am stark usierten M_1 scheint ein durchgehendes Endolophid vorhanden gewesen zu sein. Der M^3 ist kleiner als der abgebildete und besitzt einen längeren Hinteren Centroloph.

Diskussion:

Obwohl Praemolaren dieser Form noch fehlen, ist aufgrund der charakteristischen s-förmig gebogenen Ausbildung von Protoloph und Metaloph eine Zuordnung zur Gattung Eliomys gerechtfertigt.
Eine überraschende Ähnlichkeit des M_3 der neuen Art besteht mit dem der rezenten Art Eliomys quercinus (L.). An beiden Arten setzt sich der Zahnvorderrand aus Anterolophid und Metalophid zusammen. Der labiale Teil des Anterolophids ist stark reduziert. Doch ist im Unterschied zur rezenten Art an der Form aus Hammerschmiede noch das Centrolophid als kurzer, nach vorne gekrümmter Grat zu erkennen, der auf den Bereich der Zahnmitte beschränkt ist.

Unterschiede zur rezenten Art liegen bei den unteren Molaren in der noch wenig betonten Ausbildung des Labialteils aller Grate und im Auftreten der Zusatzgrate in der Zahnhinterhälfte. Die oberen Molaren unterscheiden sich von Eliomys quercinus durch rechteckig-gerundete Verbindungen Metaloph - Vorderer Centroloph bzw. Hinterer Centroloph - Metaloph, durch die Verbindungen der Centrolophe und den Zahnumriß von Eliomys quercinus.
Die bisher bekannten fossilen Formen wie Eliomys intermedius FRIANT und Eliomys truci MEIN & MICHAUX besitzen sehr deutlich betonte, der rezenten Gattung weitaus entsprechendere Außenhügel und spitzwinkelige Labialverbindungen von Protoloph und Vorderem Centroloph. Sowohl Eliomys reductus n. sp. als auch Eliomys assimilis n. sp. sind in der Gesamtheit ihrer Ausbildung archaischere Formen.

2.2.4.2 Eliomys reductus n. sp.

(Taf. I, Fig. 8 - 15)

Material: Hammerschmiede 1973 XIX siehe Anhang

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M_2 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 239

Typlokalität: Hammerschmiede (MN 9)

Derivatio nominis:
reductus = lat. abbauen, reduzieren; wegen der Reduzierung des Centrolophids der unteren Molaren

Artdiagnose:
Gliride der Gattung Eliomys. Obere Molaren mit kräftig entwickeltem Paraconus und Metaconus, die den Umriß der Labialseite ausbuchten; zwei Centrolophe (der Vordere kürzer) und ein Endoloph vorhanden. Untere Molaren mit geschlossenem Lingualrand und stark reduziertem Centrolophid, M_3 ohne Metalophid.

Beschreibung des Holotypus:

M_2 re.: Hammerschmiede 1973 XIX Taf. I, Fig. 10

Der schwach konkave, relativ flachkronige Molar zeigt einen trapezoedrisch-gerundeten Umriß, seine Hinterbreite ist deutlich kürzer als die Vorderbreite. Fünf Hauptgrate bestimmen das Zahnmuster: Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid. Das Centrolophid ist in seiner Anlage so weit reduziert, daß es nur als flacher, isolierter Grat zu erkennen ist, etwa ein Drittel der Zahn-

breite lang und zwischen Metalophid und Mesolophid gelegen. Der linguale Zahnrand ist durch eine kontinuierliche Verbindung von Anterolophid und Posterolophid geschlossen. Die an Fig. 10 sichtbaren dunklen Partien entsprechen schwachen Beschädigungen des Zahnrandes und nicht natürlichen Einbuchtungen. Der linguale Teil des Metalophids ist deutlich von dieser Lingualrandverbindung abgesetzt, das Mesolophid dagegen damit verbunden. Am Labialrand enden Metalophid, Mesolophid und Posterolophid isoliert, Metalophid und Posterolophid in sanfter Krümmung nach vorne, das Mesolophid dagegen in fast rechtwinkligem Knick. Da nur die Zahnkrone erhalten ist, war die Anzahl der Wurzeln nicht festzustellen.

Beschreibung der Paratypen:

Unterkiefer:

P_4 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 237 Taf. I, Fig. 8

Der einwurzelige, schwach konkave Zahn zeichnet sich durch eine zentral gelegene Vertiefung aus, um die alle Grate gruppiert sind. Der Umriß ist gerundet-oval, seine Vorderbreite schmäler als die Hinterbreite. Der Vorderteil des Zahnmusters besteht (möglicherweise Anterolophid und Metalophid) aus zwei Graten, die in Form einer spiegelverkehrten Drei angeordnet sind. Labialwärts folgt dahinter ein unvermittelt aus dem Zentraltal aufsteigender Grat, den ich als Mesolophid interpretiere. Den Hinterrand des Zahnes bildet das Posterolophid, das sich ebenfalls wie das Mesolophid zum Labialrand hin verdickt, aber keine Verbindung mit dem lingual gelegenen Metaconidhügel aufweist.

M_1 li.: Hammerschmiede 1973 XIX 238 Taf. I, Fig. 9

Der zweiwurzelige, schwach konkave Zahn ist stark usiert und zeigt einen gerundet-trapezoedrischen, nach vorne verschmälerten Umriß. Im Unterschied zum M_2 ist der Hinterrand des Zahnes weit weniger abgerundet, das Centrolophid weniger reduziert und zwischen Mesolophid und Posterolophid ein flaches Zusatzhügelchen vorhanden. Der Lingualrand ist geschlossen, die Grate Metalophid, Centrolophid und Mesolophid damit verbunden. Letzterer Grat ist im Bereich der Zahnmitte etwas nach vorne versetzt. Am Labialrand enden diese drei Grate isoliert, ebenso wie das Posterolophid. Am Labialende des Mesolophids tritt wieder eine deutliche Biegung nach vorne auf.

M_3 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 240 Taf. I, Fig. 11

Der schwach konkave, dreiwurzelige Zahn zeigt einen gerundet-dreieckigen Umriß. Der Zahn ist länger als breit, die Hinterhälfte schmäler als die Vorderhälfte. Auffallend ist die Zahl der Grate. Anterolophid, Metalophid, Mesolophid und Posterolophid bestimmen das Zahnmuster, es fehlt das Centrolophid. Der usierte Zahn zeigt ferner, daß die lingualen Gratenden von Anterolophid und Mesolophid durch Verdickung stark betont und in frischem Zustand getrennt waren, das linguale Ende des Posterolophids dagegen unbetont ist, aber das Mesolophid berührt. Am Labialrand enden Posterolophid und Mesolophid isoliert, Anterolophid und Metalophid sind dagegen verbunden.

Oberkiefer:

P^4 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 241 Taf. I, Fig. 12

Der Umriß des schwach konkaven Zahnes ist dreieckig-gerun-

det, aber zur Lingualseite hin verschmälert. Die vier Hauptgrate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph bestimmen das Zahnmuster. Anteroloph und der etwas längere Posteroloph bilden den Kronenvorder- bzw. -hinterrand. Die Anordnung von Protoloph und Metaloph in Form eines Ypsilons, dessen Fuß nach hinten gekrümmt und dessen vorderer Schenkel etwas verkürzt ist, erinnert an die Ausbildung eines D_4 von Dryomimus aff. eliomyoides aus Tourkobounia 1 (DE BRUIJN & VAN DER MEULEN). Die labialen Enden dieser Grate sind kräftig verdickt. Alle Grate, die den Lingual- bzw. Labialrand erreichen, sind voneinander isoliert.

M^1 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 242 Taf. I, Fig. 13

Da dieser Zahn im Labialteil stark beschädigt ist, M^1 und M^2 aber dieselben typischen Zahnmuster aufweisen, soll nur der Unterschied zum M^2 beschrieben werden. Die Differenz besteht in der starken Einbuchtung des vorderen Kronenrandes als Ansatzstelle für den P^4 und in der starken Biegung des Protolophs und Vorderen Centrolophs von lingual zur labialen Vorderecke des Zahnes.

M^2 re.: Hammerschmide 1973 XIX 243 Taf. I, Fig. 14

Der Umriß des vermutlich dreiwurzeligen Zahnes ist gerundetrechteckig bis auf die deutlichen Ausbuchtungen des Labialrandes im Bereich von Paraconus und Metaconus. Die Kaufläche ist insgesamt schwach konkav, jedoch die Grate im Bereich Paraconus - Metaconus sehr hoch. Es sind sechs Hauptgrate vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph, Zusatzgrate fehlen. Die beherrschenden Merkmale des Zahnmusters am Labialrand sind die überaus weitbogigen, hoch aufsteigenden Verbindungen der Grate Protoloph - Vorderer Centroloph und

Metaloph - Hinterer Centroloph. Anteroloph und Posteroloph, die dem Umriß des Kronenrandes folgen, reichen nicht so weit labial wie Protoloph und Metaloph, sondern enden ausgedünnt in Höhe des labialen Viertels der Zahnbreite. Vom durchgehenden Endoloph, der lingual die beiden vorderen und hinteren Hauptgrate verbindet, divergieren die Grate Protoloph und Metaloph bis an den Labialrand. Die beiden Centrolophe enden zunächst im oberen Drittel der Zahnbreite, doch findet sich lingualwärts eine isolierte Fortsetzung der beiden Grate, die ich im Vergleich mit dem M^1 als Verlängerung des Vorderen Centrolophs interpretiere.

M^3 re.: Hammerschmiede 1973 XIX 244 Taf. I, Fig. 15

Der Umriß des dreiwurzeligen, schwach konkaven Zahnes ist bis auf die nach hinten lingual abgeschrägte Labialseite dreieckig gerundet. Es sind nur fünf Hauptgrate vorhanden. Anteroloph und Posteroloph formen einen Halbkreis, der vom Vorderrand der vorderen Außenecke bis zum Hinterrand der hinteren Außenecke des Zahnes reicht. Von den V-förmig zueinander stehenden Graten Protoloph und Metaloph ist nur letzterer mit dem Halbkreisbogen Anteroloph - Posteroloph verbunden. Im Labialteil der Zahnkrone ist neben dem Protoloph noch ein Vorderer Centroloph vorhanden, der bis zur Zahnmitte reicht.

Diskussion:

Fossile Gliridenreste, die der Gattung Eliomys zugeordnet werden können, treten nach den bisherigen Beobachtungen erst im Vallesium MN 10 auf und sind innerhalb der einzelnen Gliridenpopulationen zahlenmäßig schwach vertreten. Die Fundstelle Hammerschmiede ist die bisher älteste Fundstelle, an der die Gattung Eliomys mit zwei Arten vertreten ist und die acht isolierten Zähne repräsentieren die komplette Bezahnung

des Ober- und Unterkiefers der neuen Art reductus.
Bei der Beurteilung der Reste dieser Art ist besonders hervorzuheben, daß deutlichere Gemeinsamkeiten mit der rezenten Gattung und Art Eliomys quercinus L. als mit den fossilen Eliomys-Formen aus pliozänen Fundstellen Spaniens vorhanden sind. Bei einem Vergleich der Art reductus mit der rezenten Art quercinus erscheinen einige Merkmale geradezu modern. Alle unteren Molaren zeigen einen geschlossenen Lingualrand, ein stark verkürztes und zur Zahnmitte hin ausdünnendes Centrolophid. Zudem ist der M_3 der fossilen Form aufgrund des Fehlens eines Metalophids stärker reduziert als der entsprechende Molar der rezenten Form. An den oberen Molaren liegen die Gemeinsamkeiten der beiden Arten in der starken Divergenz der Grate Protoloph und Metaloph und dem gleich stark reduzierten M^3. Unterschiede zur rezenten Art ergeben sich durch den rundlichen Umriß des P_4, seine Gratgestaltung und durch die wenig betonten Außen- und Innenhügel der unteren Molaren. Im Oberkiefer liegen die gegensätzlichen Merkmale in der bogenförmigen Gratausbildung Protoloph - Vorderer Centroloph und Metaloph - Hinterer Centroloph, der gemeinsamen Verlängerung der beiden Centrolophe und der wiederum schwächeren Ausbildung der Außen- und Innenhügel.

Weniger ähnlich in Zahnmorphologie und Umriß sind die von VAN DE WEERD 1975 bearbeiteten Eliomys-Formen des Turoliums und Rusciniums von Spanien und Frankreich. Neben den bereits bekannten Formen wie Eliomys intermedius FRIANT und Eliomys truci MEIN & MICHAUX wird von diesem Autor eine weitere Art Eliomys sp. A beschrieben, die mit der neuen Art reductus noch einige Merkmale gemeinsam hat. Dazu rechne ich auch den bereits durch DE BRUIJN et alii 1975, Taf. 1, Fig. 1 beschriebenen oberen Molaren aus Crevillente 1. Gemeinsamkeiten zwischen Eliomys reductus und Eliomys sp. A liegen

in der Ausbildung des kurzen Centrolophids der M_{1-3}, in den bogenförmigen Verbindungen von Protoloph - Vorderem Centroloph und Hinterem Centroloph - Metaloph, den divergierenden Graten Protoloph und Metaloph sowie den beiden Centrolophen und ihrer gemeinsamen Verlängerung. Die gravierenderen Unterschiede an Eliomys reductus im Vergleich mit der Form Eliomys sp. A sind in der Ausbildung des geschlossenen Lingualrandes der unteren Molaren, in den deutlich kürzeren Graten Anteroloph und Posteroloph und der Verbindung Posteroloph - Endoloph begründet. Zudem ist der M_3 von Eliomys reductus stärker reduziert als der entsprechende Molar der spanischen Form.

Für die von VAN DE WEERD (1975, S. 147) beschriebenen Merkmale der älteren Eliomys-Formen liefert Eliomys reductus nur eine teilweise Bestätigung, nämlich die eines "Morphotypen" mit gebogenem Protoloph und der annähernd gleichen Größe von M^1 und M^2. Die beiden restlichen Merkmale, der vom Endoloph getrennte Posteroloph und der trapezoedrische Umriß des P^4, lassen sich anhand des Materials aus der Fundstelle Hammerschmiede nicht bestätigen. Dies mag zum einen durch das Alter der Fundstelle (älter als Can Llobateres) bedingt sein, kann aber zum anderen auch in der Annahme begründet sein, daß die Form aus der Molasse Bayerns nicht der direkte Vorläufer von Eliomys sp. A sein dürfte. Diese Annahme stützt sich auf gemeinsamere Merkmale von Eliomys reductus und Eliomys quercinus und den deutlich stärker reduzierten M_3 der fossilen Art.

2.3 Subfamilie Glirulinae DE BRUIJN, 1966

2.3.1 Gattung Paraglirulus ENGESSER, 1972

Typusart: Paraglirulus werenfelsi ENGESSER 1972

Typlokalität: Anwil (MN 7)

Original-Gattungsdiagnose:

Kleine bis mittelgroße Gliridengattung, Zähne mit konkaver Kaufläche und relativ einfachem Zahnmuster, Hauptgrate höher als die Sekundärgrate. Untere Molaren: zweiwurzelig, ohne durchgehendes Endolophid, mit kräftigen Hauptgraten; M_2 meist breiter als M_1 . Obere Molaren: dreiwurzelig, Umriß nahezu quadratisch mit durchgehendem Endoloph; vorderer Mittelgrat auf der Lingualseite immer mit dem Endoloph in Verbindung; Quergrate verlaufen - besonders am M_2 - parallel zueinander und senkrecht zum Endoloph. Lingualseite ornamentiert.

Erweiterte Diagnose der Gattung Paraglirulus:
Kleine bis mittelgroße Gattung der Subfamilie Glirulinae mit konkaver Kaufläche. Unsere Molaren zweiwurzelig, mit oder ohne Endolophid und i.d.R. mit mindestens vier Zusatzgraten, davon immer je einer zu beiden Seiten des Centrolophids. An den oberen Molaren nie mehr als drei Zusatzgrate vorhanden, davon zwei außerhalb des Trigons, der dritte zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Vorderer Centroloph immer länger als Hinterer Centroloph.

Problemstellung:

Durch ENGESSER 1972 wurden aus Sansan, Anwil und Can Llobateres - neben der neu begründeten Gattung und Art Paraglirulus werenfelsi - obere Molaren eines kleinen Vertreters derselben Gattung bekanntgemacht, die mit der aus Lissieu überlieferten Form Glirulus lissiensis HUGUENEY & MEIN große Ähnlichkeiten aufwiesen und als Paraglirulus cf. lissiensis (HUGUENEY & MEIN) bestimmt wurden. Die Zuordnung zur Gattung Paraglirulus beruhte auf der Ausbildung der oberen Molaren, besonders wegen der Anzahl und Position der Zusatzgrate sowie der auffälligen Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Endololoph. Dazu kam noch eine schwache Schrägstellung des Vorderen Centrolophs zur Zahnlängsachse und die mehr oder weniger konstante Labialrandverbindung der Hauptgrate in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes. Interessanterweise gab es keine Angaben über eventuell zugehörige untere Molaren. Doch war im Vergleich mit den Arten werenfelsi und lissiensis zu erwarten, daß untere Molaren dieser Form aus Sansan, Anwil und Can Llobateres, zumindest was Anzahl der Haupt- und Zusatzgrate sowie deren Anordnung betraf, einen einfacheren Zahnbau aufweisen sollten.

Neben der in den Molassefundstellen MN 6 - 9 auftretenden Art werenfelsi fanden sich in Erkertshofen und in einer großen Anzahl von Molassefundstellen immer wieder - wenn auch in relativ geringer Anzahl zu den jeweiligen Gliridenfaunen - Formen, die sowohl gemeinsame als auch unterschiedliche Merkmale zur P. cf. lissiensis aus Anwil aufwiesen. Da in diesen Fundstellen auch sicher zugehörige Molaren erhalten waren, die innerhalb der zeitlichen Abfolge morphologische Unterschiede aufwiesen, wurde trotz der geringen Belegdichte eine Klärung der phylogenetischen Zusammenhänge anhand der zahnmorphologischen Einzelheiten versucht.

Ausgangspunkt dieser Überlegungen und Vergleiche war die Abtrennung von Exemplaren mit Paraglirulus-Merkmalen aus einer Microdyromys praemurinus-Population in Erkertshofen, die eine ungewöhnlich große morphologische Variation beinhaltete.

2.2.3.1 Paraglirulus diremptus n. sp.

(Taf. VIII, Fig. 1 - 8)

Material: Erkertshofen 1962 XIX siehe Anhang

Maße: siehe Anhang und Diagramm

Holotypus: M^1 re. Erkertshofen 1962 XIX

Derivatio nominis:
dirimere = lat. trennen, wegen des vom Endoloph getrennten Vorderen Centrolophs

Typuslokalität: Erkertshofen (MN 4)

Artdiagnose:
Kleiner Vertreter der Gattung Paraglirulus. P^4 mit Vorderem Centroloph und zwei Zusatzgraten außerhalb des Trigons. M^{1-2} stets mit drei Zusatzgraten, davon zwei außerhalb des Trigons und einem dritten zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph; durchgehender Endoloph und Tendenz zur Labialrandverbindung der Hauptgrate vorhanden. Hinterer Centroloph immer kürzer als Vorderer Centroloph, beide vom Endoloph getrennt. P_4 - M_2 mit jeweils fünf Hauptgraten und vier Zusatzgraten. Quertal der unteren Molaren zwischen Centrolophid und Mesolophid zwar vorhanden, aber verengt. M_{1-2} zweiwurzelig.

Beschreibung des Holotyps:

M^1 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3331 Taf. VIII, Fig. 6

Der Lingualrand des zweiwurzeligen, mäßig konkaven Zahnes verläuft schräg zur Zahnlängsachse. Diese Erscheinung und seine geringere Vorderbreite kennzeichnet ihn als ersten, oberen Molaren. Der Labialrand der Zahnkrone ist doppelt bogenförmig gestaltet. Beide Bögen sind durch das Quertal, das zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph verläuft, voneinander getrennt. Die Muldenachse der Kaufläche beginnt in der Mitte des Zahnvorderrandes und verläuft von dort schräg nach hinten lingual. Es sind sechs Hauptgrate vorhanden: Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Dazu treten noch drei isolierte Zusatzgrate, die die Stärke der Hauptgrate erreichen. Der vorderste liegt zwischen den beiden ersten Hauptgraten, der zweite zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph und der letzte zwischen Metaloph und Posteroloph. Letzterer ist der längste, der zweite der kürzeste. Am Lingualrand sind die Grate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph durch ein Endoloph miteinander verbunden, die Leiste Endoloph - Anteroloph zeigt aber an der Lingualseite noch eine seichte Trennungskerbe. Typisch für die Art diremptus ist die Gestaltung der Grate am Labialrand der Zahnkrone. Hier sind die ersten drei Hauptgrate bogenförmig miteinander verbunden, ebenso die drei letzten. Mit Ausnahme der Grate innerhalb des Trigons sind die übrigen Grate in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes entsprechend dem vorderen und hinteren Kronenrand jeweils zur Zahnmitte hin gebogen, wobei der Krümmungsscheitel entlang der Muldenachse des Zahnes verläuft. Am deutlichsten ist dies am Protoloph und am Metaloph zu erkennen, da die Muldenachse eine Richtungsänderung im Gratverlauf markiert. Der Vordere Centroloph verläuft von

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Paraglirulus diremptus n. sp., Paraglirulus conjunctus n. sp., Paraglirulus fissidensis (HUGUENEY & MEIN) sowie Glirulus pusillus HELLER) und Glirulus elegans (TEMMINCK)

labial schräg nach lingual und endet frei in der lingualen Kronenhälfte, ein gutes Stück vom Endoloph entfernt. Der Hintere Centroloph steht fast senkrecht zur Zahnlängsachse, ist deutlich kürzer als der Vordere Centroloph und endet in der Zahnmitte.

Beschreibung der Paratypen:

Oberkiefer:

P^4 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3330 Taf. VIII, Fig. 5

Der Umriß des dreiwurzeligen Praemolaren ist rundlich-oval, er ist breiter als lang. Neben den fünf Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph existieren noch drei isolierte Zusatzgrate. Der erste liegt zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, der zweite und kürzeste zwischen Vorderem Centroloph und Metaloph (letzterer Grat kann auch als isolierter und verkürzter Hinterer Centroloph gedeutet werden) und der dritte und längste zwischen Metaloph und Posteroloph. Am Lingualrand sind Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph durch das Endoloph miteinander verbunden, am Labialrand sind in der Vorderhälfte der Zahnkrone die drei ersten Hauptgrate, in der Hinterhälfte die beiden letzten Hauptgrate miteinander verbunden.

M^2 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3332 Taf. VIII, Fig. 7

Der Unterschied dieses Molaren zum Holotyp bzw. zum M^1 liegt im geraden, zur Zahnlängsachse parallelen Verlauf des Lingualrandes, im gerundet-quadratischen und bezüglich des Quertales bilateral-symmetrischen Zahnumriß. Zudem verläuft die Muldenachse der Kaufläche parallel zur Zahnlängsachse

(zusätzliches Merkmal des M^2), die in der Mitte des Zahnvorderrandes beginnt und in der Mitte des Zahnhinterrandes endet. Ein weiterer Unterschied liegt an vorliegendem Zahn in der Unterbrechung des Hinteren Centrolophs vom Verbindungsbogen Metaloph - Posteroloph. Auch sind die beiden gleich langen Zusatzgrate außerhalb des Trigons länger als der zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph.

M^3 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3333 Taf. VIII, Fig. 8

Im Vergleich zu den M^{1-2} ist die Hinterhälfte des dreiwurzeligen M^3 an der hinteren Außenecke stark reduziert und bogenförmig abgerundet. Am vorliegenden Zahn ist der Hintere Centroloph länger als der Vordere. Ansonsten finden sich neben den sechs Hauptgraten drei isolierte Zusatzgrate. Der erste und zugleich längste liegt zwischen Anteroloph und Protoloph, der zweite zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph; der letzte und kürzeste zwischen Metaloph und Posteroloph. Am Lingualrand sind die Grate Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph durch einen Endoloph miteinander verbunden. Am Labialrand besteht eine Verbindung der beiden ersten Hauptgrate, die übrigen Grate sind voneinander isoliert.

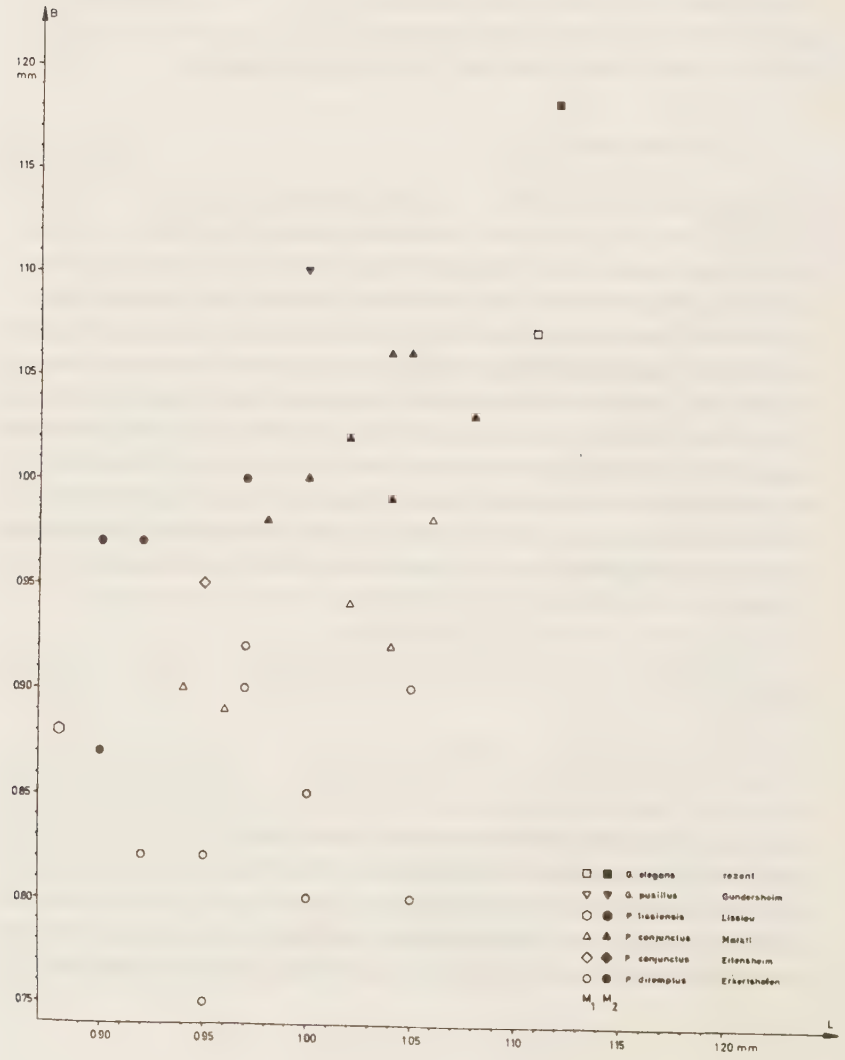
Unterkiefer:

P_4 li.: Erkertshofen 1962 XIX 3326 Taf. VIII, Fig. 1

Der Umriß des dreiwurzeligen Praemolaren ist rundlich-oval, seine Vorderbreite geringer als seine Hinterbreite. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid sind noch vier Zusatzgrate vorhanden, die jeweils zwischen den Hauptgraten liegen. Mit Ausnahme des vordersten, der mit dem Anterolophid verbunden ist,

Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Paraglirulus diremptus n sp., Paraglirulus conjunctus n sp. Paraglirulus lissiensis (HUGUENEY & MEIN) sowie Glirulus pusillus (HELLER) und Glirulus elegans (TEMMINCK)

Diagramm 35



sind sie isoliert, ihre Länge nimmt von vorne nach hinten zu. Am Lingualrand sind Anterolophid und Centrolophid miteinander verbunden, das Metalophid dagegen davon isoliert, Mesolophid und Posterolophid wiederum miteinander verbunden. Am Labialrand sind Anterolophid und Metalophid miteinander verbunden, die beiden hinteren Hauptgrate sind jedoch wieder isoliert.

M_1 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3327 Taf. VIII, Fig. 2

Der Umriß des zweiwurzeligen Molaren mit konkaver Kaufläche ist gerundet-trapezförmig, seine Vorderbreite schmäler als seine Hinterbreite. Dies kennzeichnet ihn als M_1. Neben den fünf Hauptgraten existieren vier isolierte Zusatzgrate, die jeweils zwischen den Hauptgraten liegen. Die drei vorderen Zusatzgrate sind etwa gleich lang und kräftig, während der hinterste die Stärke eines Hauptgrates erreicht. Der dritte Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid reicht bis an den Lingualrand des Zahnes, ist aber davon isoliert. Die Muldenachse der Kaufläche läuft im spitzen Winkel zur Zahnlängsachse von der Mitte des Zahnvorderrandes nach hinten lingual. Diejenigen Haupt- und Zusatzgrate, welche zunächst vom Lingualrand im Bogen nach labial ziehen, verlaufen nach Passieren dieser Mulde schräg nach vorne zum Labialrand. Hier enden die Grate Anterolophid, Metalophid, Mesolophid und Posterolophid isoliert, am Lingualrand sind in der Zahnvorderhälfte Anterolophid, Metalophid und Centrolophid, in der Zahnhinterhälfte Mesolophid und Posterolophid miteinander verbunden.

M_2 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3328 Taf. VIII, Fig. 3

Die wesentlichen Unterschiede des ebenfalls zweiwurzeligen Molaren im Vergleich zum M_1 liegen im Umriß (Lingual- und

Labialseite stärker gerundet) und in der Gestaltung einzelner Grate. Die Vorderbreite des Zahnes entspricht der Hinterbreite, deshalb ist auch der vordere Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid länger als derjenige am M_1. Die Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophids sind deutlich dünner als die übrigen. Von einer Schrägstellung der Grate am Labialrand ist hier nichts zu beobachten, sie sind lediglich nach Passieren der Muldenachse bogenförmig zum Labialrand hin geschwungen bzw. abgeknickt. Ansonsten ist dieselbe Anzahl und Anordnung von Haupt- und Zusatzgraten zu erkennen, wie sie vom M_1 her bekannt ist, mit Ausnahme des zweiten Zusatzgrates, der weiter labialwärts liegt.

M_3 re.: Erkertshofen 1962 XIX 3329 Taf. VIII, Fig. 4

Der Umriß des dreiwurzeligen Molaren ist gerundet-trapezförmig, seine Hinterhälfte im Gegensatz zu M_{1-2} deutlich reduziert. Neben den fünf Hauptgraten sind noch zwei Zusatzgrate vorhanden. Der vordere liegt zwischen Anterolophid und Metalophid, ist kürzer als der hintere, auf die linguale Hälfte der Zahnbreite beschränkt und berührt im Bereich der vorderen Außenecke das Anterolophid. Der zweite Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid erstreckt sich über die ganze Länge des Quertales. Wie auch an den M_{1-2}, so ist das Centrolophid auffallend lang und endet labial kurz vor der Endbiegung des Mesolophides. Am Lingualrand sind die drei ersten sowie die beiden letzten Hauptgrate miteinander verbunden, am Labialrand sind sie voneinander isoliert.

Diskussion und Vergleiche: siehe S. 285 , Paraglirulus conjunctus

2.3.1.2 Paraglirulus conjunctus n. sp.

(Taf. VIII, Fig. 9 - 15)

1972 Paraglirulus cf. lissiensis (HUGUENEY & MEIN) - ENGESSER, S. 216 - 218, Abb. 71, 1 - 3

1972 Microdyromys miocaenicus n. sp. - BAUDELOT, Taf. XII, Fig. 5, 6

Material: Adelschlag 1956 XIX siehe Anhang
Eitensheim 1956 XVIII
Schönenberg 1966 IX
Kleineisenbach 1972 XVI
Giggenhausen 1952 XVI
Marktl 1952 X
Hammerschmiede 1973 XIX

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M_1 li.: Marktl 1952 X 28

Derivatio nominis:
conjungere = lat. verbinden, wegen der Verbindung Vorderer Centroloph - Endoloph.

Typuslokalität: Marktl (MN 9)

Artdiagnose:
Kleiner Vertreter der Gattung Paraglirulus. P_4 - M_3 mit fünf Hauptgraten und vier Zusatzgraten, meist mit einem Endolophid. P^4 - M^3 mit fünf Hauptgraten und drei Zusatzgraten, M^{1-2} mit Endoloph und labialer Verbindung von Anteroloph - Protoloph - Vorderer Centroloph sowie Metaloph und Posteroloph.

Beschreibung des Holotyps:

M_1 li.: Marktl 1952 X 28 Taf. VIII, Fig. 10

Der Umriß des mäßig konkaven, zweiwurzeligen Molaren ist rechteckig-gerundet, seine Vorderbreite entspricht seiner Hinterbreite; der Zahn ist immer länger als breit. Die Muldenachse des Zahnes läuft parallel dem Endolophid von hinten lingual nach vorne labial und endet in der Mitte der Zahnvorderbreite. Alle Haupt- und Nebengrate biegen ab der Muldenachse schräg nach vorne um. Neben den fünf Hauptgraten Anterolophid, Metalophid, Centrolophid, Mesolophid und Posterolophid sind an vorliegendem Zahn noch fünf isolierte Zusatzgrate vorhanden, die fast die Stärke der Hauptgrate erreichen. Zwei liegen zwischen Anterolophid und Metalophid (der hintere deutlich kürzer als der vordere), dann folgt je ein Zusatzgrat zu beiden Seiten des Centrolophides und der letzte zwischen Mesolophid und Posterolophid. Der erste und vierte Zusatzgrat sind gleich lang, ebenso die zu beiden Seiten des Centrolophides gelegenen, aber doch kürzer als der erste und der vierte. Die fünf Hauptgrate sind am Lingualrand zu einem durchgehenden Endolophid zusammengefaßt, welches mehr oder weniger parallel der Muldenachse verläuft. Eine Einbuchtung auf Höhe der Mündung von Centrolophid - Endolophid ist als Überbleibsel der früheren Lingualrandeinbuchtung bzw. -trennung zu deuten. Eine Besonderheit, die bis jetzt nur aus Marktl bekannt wurde, ist das an den meisten unteren Molaren überlange Centrolophid, das gleich lang dem Metalophid den Labialrand des Zahnes erreicht.

Beschreibung der Paratypen:

Unterkiefer:

P_4 re.: Marktl 1952 X 2 Taf. VIII, Fig. 9

Der Umriß des vermutlich (beschädigt) zweiwurzeligen Molaren ist rundlich-oval, seine Vorderbreite kürzer als seine Hinterbreite. Neben den fünf Hauptgraten finden sich noch fünf Zusatzgrate. Die beiden ersten - der vordere ist länger als der hintere - stehen zwischen den beiden ersten Hauptgraten, danach folgen die zwei mittleren zu beiden Seiten des Centrolophids und der letzte zwischen Mesolophid und Posterolophid. Alle Hauptgrate münden in das den Lingualrand markierende Endolophid; eine Einbuchtung des Lingualrandes, wie sie bei den meisten Gliridenmolaren zu finden ist, fehlt. Die Krümmung der Hauptgrate nimmt von vorne nach hinten ab. Das Centrolophid ist - wie am Holotyp - extrem lang und erreicht den Labialrand. Am vorliegenden Zahn ist das Mesolophid am Lingualrand kurz unterbrochen.

M_2 re.: Marktl 1952 X 23 Taf. VIII, Fig. 11

Der zweiwurzelige Zahn gleicht - abgesehen von der relativ größeren Länge - dem Holotyp in allen Einzelheiten, so daß sich eine Beschreibung erübrigt.

M_3 re.: Marktl 1952 X 5 Taf. VIII, Fig. 12

Der Umriß des ?-wurzeligen Zahnes ist halboval, er ist länger als breit. Von vorne nach hinten verschmälert er sich kontinuierlich, die Biegung der Haupt- und Zusatzgrate nimmt von vorne nach hinten zu. Neben den fünf Hauptgraten sind nur vier Zusatzgrate vorhanden, jeweils einer zwischen zwei Hauptgraten. Das Centrolophid ist deutlich kürzer als an den übrigen Molaren und erreicht nicht den Labialrand.

Oberkiefer:

P^4 re.: Marktl 1952 X 17 Taf. VIII, Fig. 13

Der Umriß des dreiwurzeligen, deutlich konkaven Praemolaren ist rundlich-oval, seine Vorderbreite kürzer als seine Hinterbreite. Neben den fünf Hauptgraten Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Metaloph und Posteroloph finden sich noch vier Zusatzgrate, von denen die beiden ersten jeweils in den Tälern zwischen den drei vorderen Hauptgraten stehen. Der dritte und zugleich kürzeste Zusatzgrat (seiner Stellung innerhalb der Grate nach könnte er auch als isolierter Hinterer Centroloph gedeutet werden) liegt zwischen Vorderem Centroloph und Metaloph, der vierte und zugleich längste Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph. Anteroloph, Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind am Lingualrand der Zahnkrone durch ein Endoloph miteinander verbunden, eine Ausnahme bildet der Vordere Centroloph. Er endet noch deutlich vor dem Endoloph. Am Lingualrand der Zahnvorderhälfte sind Anteroloph, Protoloph und Vorderer Centroloph, an der Zahnhinterhälfte Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden.

M^1 re.: Marktl 1952 X 8 Taf. VIII, Fig. 14

Der mäßig konkave, dreiwurzelige Zahn besitzt einen gerundet-rechteckigen Umriß, eine Einbuchtung des Labialrandes teilt die Zahnkrone in Vorder- und Hinterhälfte. An seiner vergleichsweise geringeren Vorderbreite bzw. seinem schräg nach hinten verlaufenden Lingualrand ist er eindeutig als M^1 zu identifizieren. Die Muldenachse der Kaufläche verläuft von der Mitte des Zahnvorderrandes schräg nach rückwärts und endet im labialen Drittel der Zahnhinterbreite. Bedingt durch die unterschiedlichen Breiten des Zahnes nehmen die Hauptgrate von vorne nach hinten an Länge zu. Es sind dies:

Anteroloph, Protoloph, Vorderer Centroloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Am Lingualrand des Zahnes münden die Hauptgrate mit Ausnahme des Hinteren Centrolophs in den Endoloph. Der Hintere Centroloph - ebenso lang wie einer der Zusatzgrate - ist an vorliegendem Zahn auch labial isoliert, währen die drei ersten und die beiden letzten Hauptgrate miteinander verbunden sind.

M^2 re.: Marktl 1952 X 8 Taf. VIII, Fig. 14

Der Umriß dieses Molaren ist im Gegensatz zum M^1 gerundet-quadratisch. Das Quertal teilt die Zahnkrone in zwei nahezu bilateral-symmetrische Hälften. Die Anzahl der Haupt- und Nebengrate sowie ihre Position im Zahnbereich ist identisch mit der des M^1, mit Ausnahme der labialen Isolierung des Vorderen Centrolophs.

M^3 re.: Marktl 1952 X 7 Taf. VIII, Fig. 15

Der Umriß des ? - wurzeligen Zahnes ist schwachgerundet-trapezoedrisch, bedingt durch die starke Reduzierung der Hinterhälfte des Zahnes. Zu den sechs Hauptgraten treten drei isolierte Zusatzgrate, deren längster zwischen den beiden ersten Hauptgraten liegt. Die beiden anderen füllen die Täler zwischen den drei letzten Hauptgraten. Am Labialrand sind Anteroloph und Protoloph, sowie Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph untereinander verbunden, der Vordere Centroloph dagegen steht isoliert. Am Lingualrand verbindet der Endoloph die Grate Anteroloph, Protoloph, Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph.

Zahnmorphologische Veränderungen der Paraglirulus-Arten diremptus n. sp. und conjunctus n. sp. innerhalb der Fundstellenabfolge Erkertshofen - Adelschlag - Eitensheim - Sansan - Schönenberg - Anwil - Kleineisenbach - Giggenhausen - Marktl - Hammerschmiede

Unterkiefer:

p_4 : Belegt in Erkertshofen, Giggenhausen und Marktl

Zusatzgrate: An den vier überlieferten Praemolaren aus Erkertshofen ist die Anzahl der Zusatzgrate unterschiedlich; während an allen Praemolaren im letzten Bereich immer ein Zusatzgrat vorhanden ist, findet sich in drei Fällen ein weiterer zwischen Anterolophid und Metalophid, an zwei Zähnen einer zwischen Metalophid und Centrolophid und an drei Exemplaren einer zwischen Centrolophid und Mesolophid. Das Giggenhausener Exemplar besitzt jeweils einen Zusatzgrat im Vorder- und Hinterbereich, die beiden Zähne aus Marktl dagegen weisen immer zwei Zusatzgrate im Vorderbereich, in den restlichen Bereichen jeweils einen, also insgesamt fünf Zusatzgrate auf.

Lingualrandverbindung: Sowohl in Erkertshofen als auch in Giggenhausen ist der Lingualrand wie bei den meisten Gliriden im Quertal unterbrochen. In Marktl existieren nur noch Exemplare mit geschlossenem Lingualrand.

M_{1-3}: Belegt in Erkertshofen, Eitensheim, Giggenhausen, Marktl und Hammerschmiede

Zusatzgrate: An allen überlieferten unteren Molaren aus Erkertshofen, Eitensheim und Giggenhausen findet sich nur je ein Zusatzgrat in den vier Bereichen. In Marktl tritt an fünf von sechs Exemplaren eine Verdoppelung des vordersten

Zusatzgrates auf. Dieser neu angelegte Grat ist deutlich kürzer, nur auf diese Lingualhälfte der Zahnbreite beschränkt und liegt dicht hinter dem bereits bestehenden Grat. Ebenfalls neu und nur aus Marktl bekannt ist die deutliche Verlängerung des Centrolophids, das wie die übrigen Hauptgrate den Labialrand erreicht. Der einzige M_3 dieser Fundstelle besitzt ein normal langes Centrolophid und insgesamt nur vier Zusatzgrate, am entsprechenden Zahn aus Hammerschmiede sind im Vorderbereich zwei, in den übrigen Bereichen je ein Zusatzgrat vorhanden.

Lingualrandverbindung: Von den insgesamt 14 M_{1-3} aus Erkertshofen besitzen vier Exemplare ein geschlossenes Endolophid, während an den restlichen Molaren dieser Fundstelle und den beiden Exemplaren aus Eitensheim das Quertal zwischen Centrolophid und Mesolophid immer vorhanden ist. An dem einzigen M_1 aus Giggenhausen, an allen Molaren aus Marktl und am M_3 aus Hammerschmiede ist ein Endolophid die Regel.

Oberkiefer:

P^4 : Belegt in Erkertshofen, Marktl und Hammerschmiede

Zusatzgrate: An den drei überlieferten Praemolaren in Erkertshofen findet sich immer je ein Zusatzgrat außerhalb des Trigons zwischen Anteroloph und Protoloph sowie zwischen Metaloph und Posteroloph. An zwei Exemplaren kommt dazu noch ein weiterer Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph und an einem Zahn noch ein vierter zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph. Am einzigen P^4 aus Marktl sind nur insgesamt drei Zusatzgrate vorhanden, davon zwei zwischen den drei ersten Hauptgraten und einer zwischen den beiden letzten.

Ausbildung des Vorderen Centrolophs: Während in Erkertshofen und Marktl der Vordere Centroloph immer vom Endoloph getrennt ist, kann - sicherlich auch bedingt durch die Lückenhaftigkeit der Fundstellen und die geringe Belegdichte - erstmals an der Fundstelle Hammerschmiede eine Verbindung dieser beiden Grate festgestellt werden.

Ausbildung des Hinteren Centrolophs: In Erkertshofen ist es in zwei Fällen kurz wie einer der Zusatzgrate, dabei lingual und labial isoliert, an einem Exemplar am Labialrand mit Metaloph und Posteroloph verbunden. Am P^4 aus Marktl fehlt dieser Grat, am entsprechenden Zahn aus Hammerschmiede ist er zwar länger als an den Exemplaren aus Erkertshofen, aber lingual und labial isoliert.

M^1 : Belegt in Erkertshofen, Schönenberg, Giggenhausen, Marktl und Hammerschmiede

Zusatzgrate: Von acht Exemplaren in Erkertshofen besitzen alle jeweils zwei Zusatzgrate zwischen den drei ersten Hauptgraten und an sieben Exemplaren ist ein dritter zwischen Metaloph und Posteroloph vorhanden. Am M^1 aus Schönenberg und an den Zähnen aus Giggenhausen, Marktl und Hammerschmiede sind immer drei Zusatzgrate vorhanden, jeweils zwei zwischen den drei ersten und einer zwischen den beiden letzten Hauptgraten.

Ausbildung des Vorderen Centrolophs: Während in Erkertshofen der Vordere Centroloph noch vom Endoloph getrennt ist, zeigen die Exemplare aus allen übrigen Fundstellen eine Lingualverbindung Vorderer Centroloph - Endoloph.

Ausbildung des Hinteren Centrolophs: An allen Fundstellen ist der Hintere Centroloph vom Endoloph getrennt.

Labialrandverbindungen: In Erkertshofen ist an allen acht Exemplaren eine Labialrandverbindung Anteroloph - Protoloph - Vorderer Centroloph zu verzeichnen, an vier Zähnen sind Hinterer Centroloph - Metaloph - Posteroloph, an weiteren vier Exemplaren nur Metaloph - Posteroloph miteinander verbunden. In Schönenberg und Giggenhausen sind an beiden Molaren jeweils die drei ersten und die drei letzten Hauptgrate miteinander verbunden; in Marktl an drei von vier Exemplaren die drei ersten, an einem weiteren Exemplar die zwei ersten Hauptgrate, an einem Zahn die drei letzten Hauptgrate und an weiteren drei die beiden letzten. An einem Zahn aus Hammerschmiede sind alle Hauptgrate mit Ausnahme der Verbindung Vorderster Zusatzgrat - Anteroloph am Labialrand voneinander isoliert.

M^2 : Belegt in Erkertshofen, Adelschlag, Eitensheim, Anwil, Kleineisenbach, Giggenhausen, Marktl und Hammerschmiede

Zusatzgrate: Von den fünf Exemplaren in Erkertshofen besitzen alle einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph, nur einmal existiert ein Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph und an drei Zähnen einer zwischen Metaloph und Posteroloph. An allen weiteren Fundstellen einschließlich Hammerschmiede finden sich an allen Exemplaren insgesamt immer drei Zusatzgrate, davon zwei zwischen den drei ersten Hauptgraten und einer zwischen den beiden letzten.

Ausbildung des Vorderen Centrolophs: Während in Erkertshofen der Vordere Centroloph noch verhältnismäßig kurz ist und den Endoloph nicht erreicht, ist er an allen übrigen Fundstellen mit dem Endoloph verbunden.

Ausbildung des Hinteren Centrolophs: An keiner der oben genannten Fundstellen ist der Hintere Centroloph mit dem Endoloph verbunden.

Labialrandverbindungen: In Erkertshofen sind an drei von vier Exemplaren die drei vorderen Hauptgrate miteinander verbunden, an einem Exemplar der Protoloph mit dem zweiten Zusatzgrat, in drei Fällen der Metaloph mit dem Posteroloph und nur einmal die drei letzten Hauptgrate. Am einzigen M^2 aus Adelschlag sind Protoloph und Vorderer Centroloph sowie Hinterer Centroloph, Metaloph und Posteroloph miteinander verbunden, an den Fundstellen Eitensheim, Anwil und Kleineisenbach jeweils die drei vorderen und die beiden letzten Hauptgrate. In Giggenhausen und Marktl existiert eine Labialrandverbindung zwischen den drei vorderen und den beiden letzten Hauptgraten. An den M^2 aus Hammerschmiede ist zum ersten Male der Vordere Centroloph als selbständiger Hauptgrat am Labialrand isoliert und von den Nachbargraten deutlich abgerückt (ähnlich der Art werenfelsi). An einem Exemplar sind die davor und dahinter gelegenen Hauptgrate miteinander verbunden, am zweiten Zahn sind alle Hauptgrate am Labialrand - mit Ausnahme der Verbindung Anteroloph - Vorderster Zusatzgrat - voneinander isoliert.

M^3 : Belegt in Erkertshofen, Marktl und Hammerschmiede

An allen vier Exemplaren aus Erkertshofen ist der Vordere Centroloph labial vom Protoloph getrennt und imitiert durch seine Stellung einen langen Hinteren Centroloph. Es sind jeweils zwei Zusatzgrate außerhalb des Trigons und ein weiterer zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph vorhanden. Der Vordere Centroloph erreicht nicht den Endoloph. Die drei M^3 aus Marktl entsprechen in Zahl und Ausbildung der Grate und Zusatzgrate der Fig. 15, Taf. VIII. Am einzigen M^3 aus

Hammerschmiede erreicht der Vordere Centroloph nicht den Endoloph.

Diskussion und Zusammenfassung der Paraglirulus diremptus und Paraglirulus conjunctus:

Aus dem großen Variationsspektrum der Microdyromys praemurinus -"Population" aus Erkertshofen (siehe auch Microdyromys praemurinus S.306) wurden die in ihrer Zahnmorphologie abweichenden Molaren abgetrennt und als eigene Art - diremptus - der Gattung Paraglirulus zugeordnet. Die Unterschiede zu praemurinus liegen an den oberen Molaren in der Ausbildung eines Endolophs, der Labialrandverbindung der drei ersten und der beiden letzten Hauptgrate sowie der größeren Anzahl der Zusatzgrate, speziell derjenigen außerhalb des Trigons. An den unteren Molaren findet sich ebenfalls eine größere Anzahl von Zusatzgraten, nämlich die zu beiden Seiten des Centrolophides sowie eine Tendenz zur Verengung des Quertales zwischen Centrolophid und Mesolophid. Ausgehend von den diremptus-Exemplaren aus Erkertshofen treten innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Erkertshofen bis Hammerschmiede folgende Änderungen der Zahnmorphologie auf, die summarisch erst an den Zähnen aus Marktl realisiert sind: An den oberen Molaren kommt es zu einer Verbindung des etwas nach schräg vorne geneigten Vorderen Centrolophs mit dem Endoloph (erstmals in Eitensheim beobachtet), an den unteren Molaren entwickelt sich ein Endolophid (erstmals zu einem geringen Prozentsatz bereits an den Zähnen aus Erkertshofen entwickelt und vorgeprägt durch die Verengung des Quertales zwischen Centrolophid und Mesolophid). Weiterhin erfolgt eine Verdoppelung des Zusatzgrates zwischen Anterolophid und Metalophid (erstmals in Marktl beobachtet). Diese Fundstelle nimmt innerhalb der zahnmorphologischen Entwicklung eine Sonderstellung ein, da

nur hier an 12 von 14 Exemplaren das Centrolophid eine Überlänge besitzt und - ebenso lang wie die übrigen Hauptgrate - am Labialrand endet. Ob die in der Fundstelle Hammerschmiede auftretende, labiale Isolierung des Vorderen Centrolophs an beiden Molaren -ähnlich der Art werenfelsi - für die Fundstelle spezifisch ist oder einer normalen Variation entspricht, kann wegen der mangelnden Belegdichte nicht entschieden werden. Auffallend ist die Konstanz der Größe beider Arten an allen Fundstellen (siehe S. 269, 272)

Die Merkmalsänderungen zwischen den beiden Arten diremptus (Erkertshofen) und conjunctus (Adelschlag bis Hammerschmiede) bzw. der Übergang der einen zur anderen Art erfolgt nach den bisherigen Beobachtungen schrittweise. Ebenso ist anhand der Dokumentation anzunehmen, daß die Änderungen an den unteren und oberen Molaren nicht ganz synchron verlaufen. So existiert beispielsweise an der Fundstelle Eitensheim bereits ein typisches Merkmal der Art conjunctus, nämlich die Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Endoloph, während den unteren Molaren ein Endolophid und ein zweiter Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid fehlt. Infolge der geringen Belegdichte der zwischen Erkertshofen und Giggenhausen gelegenen Fundstellen müssen die hier auftretenden Formen als Übergangsformen zwischen den beiden Arten aufgefaßt werden, da wegen des Fehlens der unteren Molaren die Artzugehörigkeit nicht einwandfrei ermittelt werden kann. Zu diesen Übergangsfundstellen gehören die Lokalitäten Eitensheim, Schönenberg, Sansan, Anwil und Kleineisenbach. Zur Fundstelle Sansan ist noch zu bemerken, daß nach den bisherigen Beobachtungen von BAUDELOT 1972 und ENGESSER 1972 eine reine conjunctus-Form mit durchgehendem Endolophid noch nicht vorzuliegen scheint. Zähne dieser Bauweise wären mit Sicherheit nicht unbemerkt geblieben und zum Formenkreis von Microdryomys gestellt worden. Gerade diese Gattung wurde durch

BAUDELOT 1972 eingehend untersucht und in Sansan kein unterer Molar mit durchgehendem Endolophid festgestelt. Dies gilt ebenso für die Fundstelle Anwil. Die Feststellung wiederum unterstützt die Annahme, daß die vollständige Umbildung der Art diremptus nach conjunctus und somit die Anlage eines Endolophides an den unteren Molaren im Miozän erst etwa im Bereich der Fundstellen Marktl - Giggenhausen (MN 8 - 9) erfolgte.

Beziehungen von Paraglirulus conjunctus zu morphologisch ähnlich gebauten Arten wie Glirulus lissiensis HUGUENEY & MEIN, Glirulus pusillus (HELLER) und Glirulus elegans (TEMMINCK)

Die Art lissiensis unterscheidet sich von Paraglirulus conjunctus durch die Gestaltung des vollmolarisierten Praemolaren mit labial isoliertem Vorderem Centroloph und durch das Fehlen eines deutlichen Endolophids an den unteren Molaren. Wenn auch in der Beschreibung des Holotyps ein Endolophid "continue" erwähnt ist, so fehlt es doch an den Abb. 57 und 58, Taf. III (HUGUENEY & MEIN, 1965). Anhand der Zeichnung könnte man allenfalls von einer Verengung des Quertales sprechen, wie sie bereits bei der Art diremptus in Erkertshofen an einigen Exemplaren zu erkennen ist. Ansonsten entspricht die Zahl und Anordnung der Zusatzgrate an den unteren und oberen Moleren, der durchgehende Endoloph und die Labialrandverbindung sowie die Größe der Zähne den Exemplaren von conjunctus. Die unteren Molaren der Art lissiensis zeigen insgesamt drei Wurzeln (Vorderwurzel geteilt), bei der Art conjunctus war die Anzahl der Wurzeln nicht festzustellen.

Der durch HELLER 1936 erstmals unter der Bezeichnung Amphidyromys pusillus bekanntgemachte Gliride aus dem Pleistozän

Rheinhessens und der durch DEHM 1962 ebenfalls als pusillus bestimmte Gliride aus Schernfeld unterscheiden sich von der Art conjunctus durch abweichende Längen-Breiten-Verhältnisse an den oberen und unteren Molaren, durch die extrem breiten Täler zwischen den Hauptgraten und durch die stärker zum Endoloph geneigten und in sich fast s-förmig geschwungenen Hauptgrate Protoloph, Vorderer Centroloph und Metaloph. Die unteren Molaren besitzen drei Wurzeln.

Der mir vorliegende Schädel und Unterkiefer eines Glirulus elegans (TEMMINCK) aus Japan mit kompletter Bezahnung besitzt deutlich größere Zähne als die Art conjunctus. An den unteren Molaren zeigt sich ein durchgehendes Endolophid und fünf Zusatzgrate, davon zwei im vordersten Bereich. Die M_{1-3} sind wie bei der Art pusillus dreiwurzelig. Der P_4 besitzt drei Zusatzgrate, jeweils einen zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten, der dritte liegt zwischen Mesolophid und Centrolophid. Im Oberkiefer zeigt der P^4 dieselbe Anzahl und Anordnung der Zusatzgrate wie die M^{1-3}, nämlich je einen zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten und einen zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Eine Labialrandverbindung an allen Molaren besteht zwischen den drei ersten und den beiden letzten Hauptgraten. So liegt der Unterschied zwischen der rezenten Art elegans und der fossilen Art pusillus nur in der Größe und dem Umriß der Zähne sowie in der unterschiedlichen Weite der Täler zwischen den Hauptgraten. Aufgrund der geringfügigen Unterschiede in der Zahnmorphologie und der dreiwurzeligen unteren Molaren erscheint es somit sinnvoller, die Gattung Amphidyromys aufzugeben und die Form pusillus als Art der Gattung Glirulus aufzufassen.

Nach den bisherigen, bei weitem nicht ausreichenden Vergleichsbelegen der Arten von Paraglirulus und Glirulus, die

im Zahnmuster weitaus größere Übereinstimmungen zeigen als bisher angenommen wurde - dies in einem Zeitraum von 20 Millionen Jahren - , bleibt als einziger, deutlicher Unterschied zwischen den beiden Gattungen nur noch die Anzahl der Wurzeln an den unteren Molaren. Während die entsprechenden Zähne der Gattung Paraglirulus nur zwei Wurzeln aufweisen, ist an den Arten pusillus und elegans der Gattung Glirulus die Vorderwurzel geteilt und somit sind insgesamt drei Wurzeln vorhanden.

Ob der von KRETZOI 1959 als Glirulus gemmula bezeichnete Gliride aus Csarnota überhaupt zur Gattung Glirulus oder Paraglirulus zu rechnen ist, läßt sich aus der knappen Beschreibung nicht feststellen.
Nach dem bisherigen Stand der Beobachtungen erfolgte noch im Pliozän der Übergang der Gattungen Paraglirulus - Glirulus, ohne Änderung der Zahnkronenmorphologie, lediglich verbunden mit einer Wurzelteilung an der Vorderwurzel der unteren Molaren.

2.3.1.3 Paraglirulus werenfelsi ENGESSER, 1972

(Taf. XVI, Fig. 1 - 23)

Material: Schönenberg 1966 IX siehe Anhang
Kleineisenbach 1972 XVI
Giggenhausen 1952 XIV
Marktl 1952 X

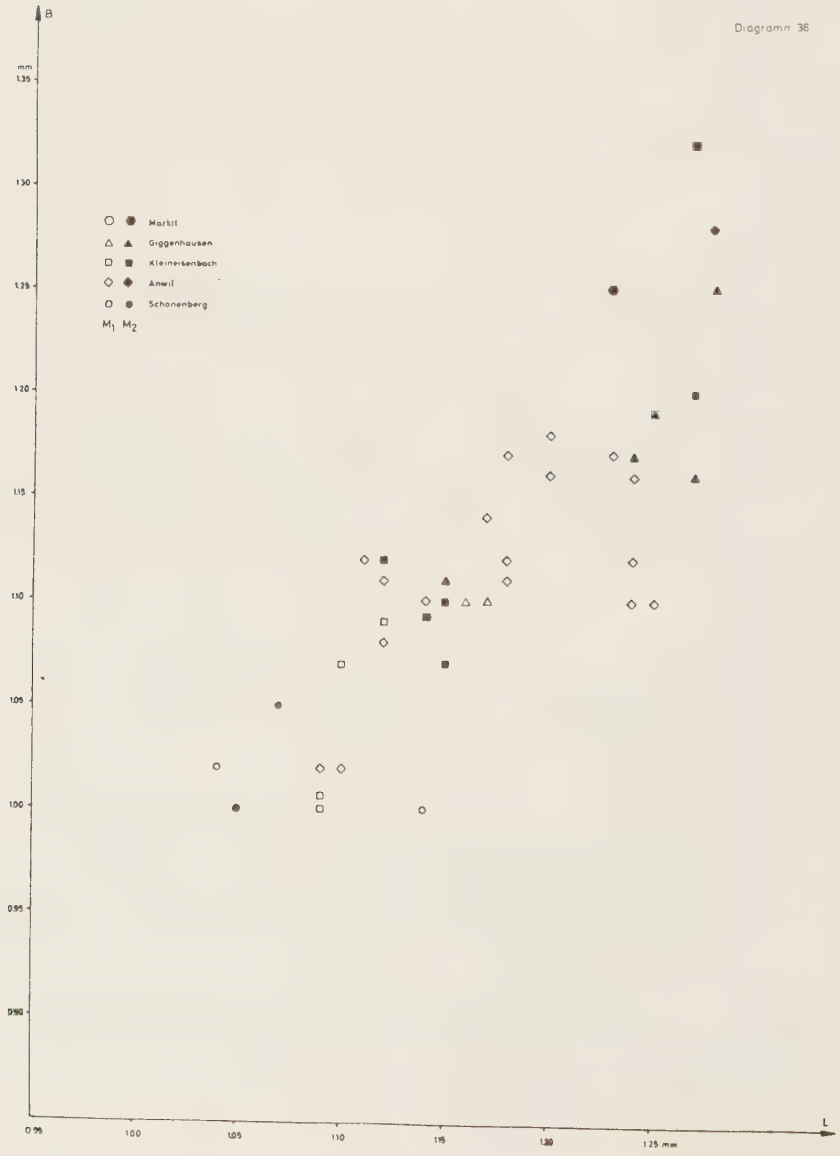
Maße: siehe Anhang und Diagramm

Holotypus: M^1 li. Al. 274

Typlokalität: Anwil (MN 7)

Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Paraglirulus werenfelsi ENGESSER an den Fundstellen Schonenberg – Kleineisenbach – Giggenhausen – Markt mit Vergleichswerten aus Anwil

Diagramm 36



Kurzbeschreibung:

Schönenberg: S. 290, 292

P_4 li.: Schönenberg 1966 IX 36 Taf. XVI, Fig. 1

Der einzige überlieferte Praemolar ist mit fünf Hauptgraten und je einem Zusatzgrat in seiner Vorder- und Hinterhälfte voll molarisiert.

M_1 li.: Schönenberg 1966 IX 37 Taf. XVI, Fig. 2

Die beiden Molaren besitzen fünf Hauptgrate und vier Zusatzgrate, je einer zwischen zwei Hauptgraten gelegen. Die zu beiden Seiten des Centrolophids gelegenen sind deutlich kürzer als die beiden anderen.

M_2 li.: Schönenberg 1966 IX 38 Taf. XVI, Fig. 3

Die Zahl der Zusatzgrate an beiden Molaren ist unterschiedlich. Ein Exemplar zeigt dieselbe Zahl und Anordnung, wie sie am M_1 zu erkennen war, am anderen Zahn fehlen die Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophids.

M_3 : nicht überliefert

P^4 : nicht überliefert

M^1 li.: Schönenberg 1966 IX 39 Taf. XVI, Fig. 4

Wegen seiner deutlich geringeren Vorderbreite und des schräg zur Zahnlängsachse verlaufenden Endolophs ist dieser Zahn als M^1 anzusprechen. Der am Labialrand isolierte Vordere Centroloph verbindet sich am Lingualrand mit dem Endoloph, der kürzere Hintere Centroloph ist ebenfalls am Lingualrand isoliert. Der längste der drei Zusatzgrate liegt zwischen

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Paraglirufus werenfelsi ENGESSER an den Fundstellen Schonenberg – Kleineisenbach – Giggenhausen – Marktl mit Vergleichswerten aus Anwil

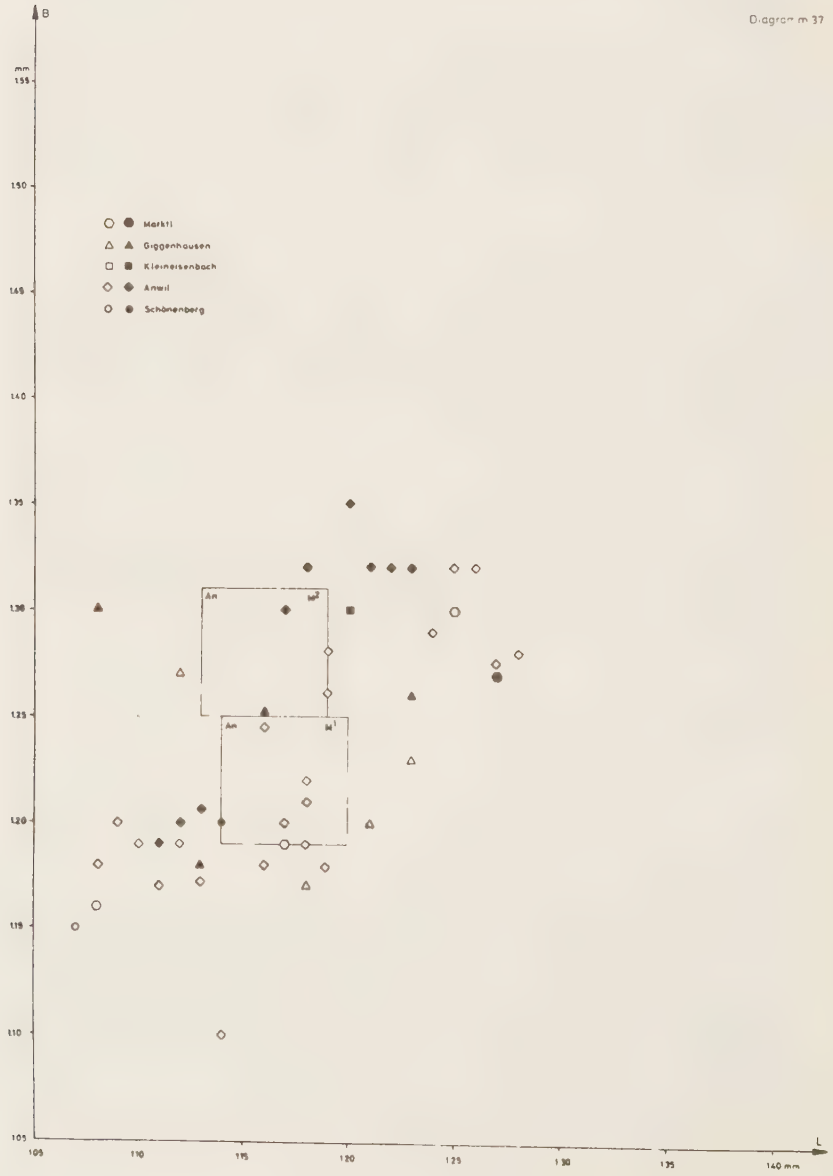


Diagramm 37

Metaloph und Posteroloph, der kürzeste zwischen Anteroloph und Protoloph.

M^2 re.: Schönenberg 1966 IX 40 Taf. XVI, Fig. 5

Die geringere Hinterbreite und der parallel zur Zahnlängsachse verlaufende Endoloph kennzeichnen die beiden Zähne als M^2. Die Zusatzgrate zwischen den drei ersten Hauptgraten und den beiden letzten sowie der Hintere Centroloph sind gleich lang. Im übrigen entsprechen beide Exemplare in Muster und Anordnung der Grate dem M^1.

M^3 : nicht überliefert

Bemerkungen:

Im Bereich der stratigraphischen Abfolge der Molassefundstellen ist die Lokalität Schönenberg die älteste Fundstelle, an der zum ersten Male die Art werenfelsi zu beobachten ist. Schwierigkeiten in der Diagnose der unteren Molaren zwischen Microdyromys miocaenicus und Paraglirulus werenfelsi - wie sie von ENGESSER 1972 für die Fundstelle Anwil beschrieben wurden - traten in Schönenberg nicht auf, da die Exemplare von miocaenicus deutlich kleiner sind. Die Größe der oberen und unteren Molaren von werenfelsi entspricht etwa den kleineren Exemplaren aus Anwil.

Kleineisenbach:

Kurzbeschreibung:

P_4 li.: Kleineisenbach 1972 XVI 15 Taf. XVI, Fig. 6

Der zweiwurzelige Praemolar besitzt neben den fünf Hauptgraten noch drei Zusatzgrate. Der vorderste - zwischen Antero-

lophid und Metalophid - ist als knopfförmige Verdickung mit dem Anterolophid in der Mitte der Zahnbreite verwachsen; der zweite liegt zwischen Centrolophid und Mesolophid, ist nur ein Drittel der Zahnbreite lang, reicht aber nach innen an eine lingualrandliche Leiste, die der Verbindung von Mesolophid und Posterolophid entspringt und die linguale Zahneinbuchtung begrenzt.

M_1 : Kleineisenbach 1972 XVI 16 Taf. XVI, Fig. 7

Auch die beiden Molaren zeigen diese am P_4 beschriebene lingualrandliche Leiste. An dem abgebildeten Exemplar existiert eine Verbindung dieser Leiste mit dem zwischen Mesolophid und Centrolophid gelegenen Zusatzgrat. Neben fünf Hauptgraten sind vier Zusatzgrate vorhanden.

M_2 : Kleineisenbach 1972 XVI 17

Alle überlieferten Exemplare besitzen fünf Hauptgrate und vier Zusatzgrate. Der vorderste und hinterste dieser Zusatzgrate sind etwa gleich lang, die zu beiden Seiten des Centrolophids gelegenen, ebenfalls gleich langen, sind kürzer. Der Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid reicht in allen Fällen wieder bis an die schon erwähnte lingualrandliche Leiste. An einem Exemplar sind zwischen Mesolophid und Posterolophid zwei sehr kleine zusätzliche Grätchen zu beiden Seiten des Zusatzgrates vorhanden, an einem weiteren Exemplar ein Grätchen zwischen Mesolophid und hinterstem Zusatzgrat und an einem dritten Exemplar erscheint ein zusätzliches Grätchen zwischen Metalophid und vorderstem Zusatzgrat (Taf. XVI, Fig. 8).

M_3 li.: Kleineisenbach 1972 XVI 18 Taf. XVI, Fig. 9

Der in der Anordnung der Grate wie seine Vorgänger gebaute M_3 zeigt insgesamt fünf Zusatzgrate, davon zwei zwischen Anterolophid und Metalophid. Der kleinere Grat liegt hinter dem größeren. Der Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid ist mit dem Mesolophid über die lingualständige Leiste verbunden.

P^4 : Kleineisenbach 1972 XVI 19

Beide Praemolaren besitzen jeweils fünf Hauptgrate, der vordere Centroloph ist in beiden Fällen mit dem Protoloph verbunden. Zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten findet sich jeweils ein Zusatzgrat (Taf. XVI, Fig. 10). An einem der beiden Exemplare findet sich ein weiterer, knopfförmig ausgebildeter Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph und ein vierter zwischen Vorderem Centroloph und Metaloph.

M^1 : nicht überliefert

M^2 li.: Kleineisenbach 1972 XVI 20 Taf. XVI, Fig. 11

Er zeigt das bereits bekannte Bauschema von sechs Hauptgraten und drei Zusatzgraten. An diesem Exemplar sind jeweils die drei ersten Hauptgrate und die drei letzten an ihren Lingualenden miteinander verbunden.

M^3 : nicht überliefert

Bemerkungen:

Im Gegensatz zur älteren Fundstelle Schönenberg sind an der Lokalität Kleineisenbach (zeitlich etwa äquivalent Anwil)

die Zähne von Paraglirulus werenfelsi und Microdyromys miocaenicus fast gleich groß: Als Unterscheidungsmerkmale der beiden Arten gelten: Der M_1 von werenfelsi ist deutlich kürzer und breiter als der von miocaenicus, sein Lingualrand ist deutlich zweigeteilt, während am entsprechenden Zahn von miocaenicus der Lingualrand eine nach schräg vorne verlaufende Gerade bildet. Am M_2 ist die deutlich größere Vorderbreite ausschlaggebend. Als weiteres deutliches Merkmal aller drei unteren Molaren gilt - wenn auch nur an dieser Fundstelle - die zur lingualen Zahneinbuchtung vorspringende Leiste aus der Verbindung von Mesolophid und Posterolophid. Ebenso sind die Zusatzgrate weit kräftiger ausgebildet und verlaufen weniger pendelnd als an der Art miocaenicus.

Giggenhausen: S. 290, 292

Kurzbeschreibung:

P_4 : nicht überliefert

M_1 re.: Giggenhausen 1952 XIV 109 Taf. XVI, Fig. 12

Der einzige überlieferte M_1 besitzt neben sechs Hauptgraten fünf Zusatzgrate. Davon finden sich zwei zwischen Anterolophid und Metalophid, je einer zu beiden Seiten des Centrolophids und ein weiterer zwischen Mesolophid und Posterolophid. Der dritte Zusatzgrat ist am Lingualrand mit dem Mesolophid verbunden.

M_2 :

Alle sechs Exemplare besitzen mindestens vier Zusatzgrate. Drei Zähne zeigen noch ein weiteres winziges Grätchen zwi-

schen vorderstem Zusatzgrat und Metalophid. Ein weiterer Zahn besitzt zusätzlich je ein kleines Grätchen zu beiden Seiten des hintersten Zusatzgrates (Taf. XVI, Fig. 13). An drei von sechs Exemplaren ist der im Quertal zwischen Centrolophid und Mesolophid gelegene Zusatzgrat lingual mit dem Mesolophid verbunden. In allen Fällen erreicht dieser Zusatzgrat fast den Lingualrand der Zahnkrone.

M_3 :

Von den sechs überlieferten Exemplaren besitzen vier Molaren vier Zusatzgrate, zwei dagegen nur zwei (je einer in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes). An einem Exemplar (Taf. XVI, Fig. 14) ist außerdem eine Verbindung des hinter dem Centrolophid gelegenen Zusatzgrates mit dem Mesolophid zu beobachten.

P^4 : nicht überliefert

D^4 li.: Giggenhausen 1952 XIV 111 Taf. XVI, Fig. 15

Der an seiner Wurzelpartie beschädigte Milchzahn verschmälert sich sehr deutlich von labial nach lingual, die vordere Lingualseite ist - im Gegensatz zum P^4 - deutlich abgeschrägt. Der Anteroloph besitzt nur zwei Drittel der Länge der übrigen Grate Protoloph, Metaloph und Posteroloph. Ein isolierter Grat - vermutlich der Vordere Centroloph - steht in der Zahnmitte. Zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten findet sich je ein kleiner Zusatzgrat.

M^1 li.: Giggenhausen 1952 XIV 112 Taf. XVI, Fig. 16

Alle drei Exemplare besitzen neben sechs Hauptgraten vier Zusatzgrate. An einem Zahn ist der Vordere Centroloph am La-

bialrand isoliert und knopfartig verdickt, an beiden anderen mit dem Protoloph verbunden. (Taf. XVI, Fig. 16)

M^2 li.: Giggenhausen 1952 XIV 117 Taf. XVI, Fig. 17

Die Molaren besitzen dieselbe Anzahl von Haupt- und Zusatzgraten wie die M^1. An allen Exemplaren ist der Vordere und der Hintere Centroloph mit dem Labialrand verbunden.

M^3 li.: Giggenhausen 1952 XIV 108 Taf. XVI, Fig. 18

Am einzigen, in seiner Hinterhälfte stark abgerundeten Zahn ist dieselbe Anzahl von Haupt- und Zusatzgraten wie bei seinen Vorgängern festzustellen. Der Vordere Centroloph ist mit dem Protoloph verbunden, der Hintere Centroloph steht isoliert.

Bemerkungen:

Im Gegensatz zu der älteren Lokalität Kleineisenbach existieren hier Verbindungen des hinter dem Centrolophid gelegenen Zusatzgrates mit dem Mesolophid. Größenmäßig liegen die Molaren im Bereich der Anwiler Exemplare, die Exemplare von Paraglirulus werenfelsi sind noch etwas größer als die von Microdyromys miocaenicus.

Marktl: S. 290, 292

Kurzbeschreibung:

P_4 : nicht überliefert

M_1 : nicht überliefert

M_2 re.: Marktl 1952 X 34 Taf. XVI, Fig. 19

Beide Exemplare besitzen neben den fünf Hauptgraten vier isolierte Zusatzgrate (jeweils einen zwischen zwei Hauptgraten). Der Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid ist isoliert, ein Lingualrandvorsprung aber vorhanden.

M_3 : Marktl 1952 X 107 Taf. XVI, Fig. 20

Von den beiden Exemplaren besitzt einer vier, der zweite sechs Zusatzgrate, letzterer jeweils zwei zwischen Anterolophid und Metalophid sowie zwischen Mesolophid und Posterolophid. Der Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid ist in einem Falle vom Mesolophid getrennt, an dem zweiten Exemplar mit dem Mesolophid verbunden; letzterer Zahn besitzt einen durchgehenden Lingualrand.

P^4 : nicht überliefert

D^4 : Taf. XVI, Fig. 18

Er zeigt dieselben Details wie der entsprechende Zahn aus Giggenhausen.

M^1 re.: Marktl 1952 X 35 Taf. XVI, Fig. 22

Die Anzahl und die Ausbildung der Grate entspricht dem abgebildeten M^1 aus Giggenhausen, mit Ausnahme des labial ins Quertal zwischen Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes mündenden Hinteren Centrolophs.

M^2 li.: Marktl 1952 X 109 Taf. XVI, Fig. 23

Der abgebildete Zahn unterscheidet sich vom entsprechenden Exemplar aus Giggenhausen durch die labiale Isolierung des

Vorderen Centrolophs, die labiale Verbindung von Posteroloph und Metaloph sowie durch seine größere Labialbreite.

Bemerkungen:

Innerhalb der stratigraphischen Abfolge der Molassefundstellen Süddeutschlands ist die Lokalität Marktl die jüngste Fundstelle, an der Reste von Paraglirulus werenfelsi bekannt wurden. Hier fanden sich auch die größten Exemplare dieser Art (siehe S. 290, 292). Im Gegensatz zu den älteren Fundstellen sind keine Reste von Microdyromys miocaenicus überliefert.

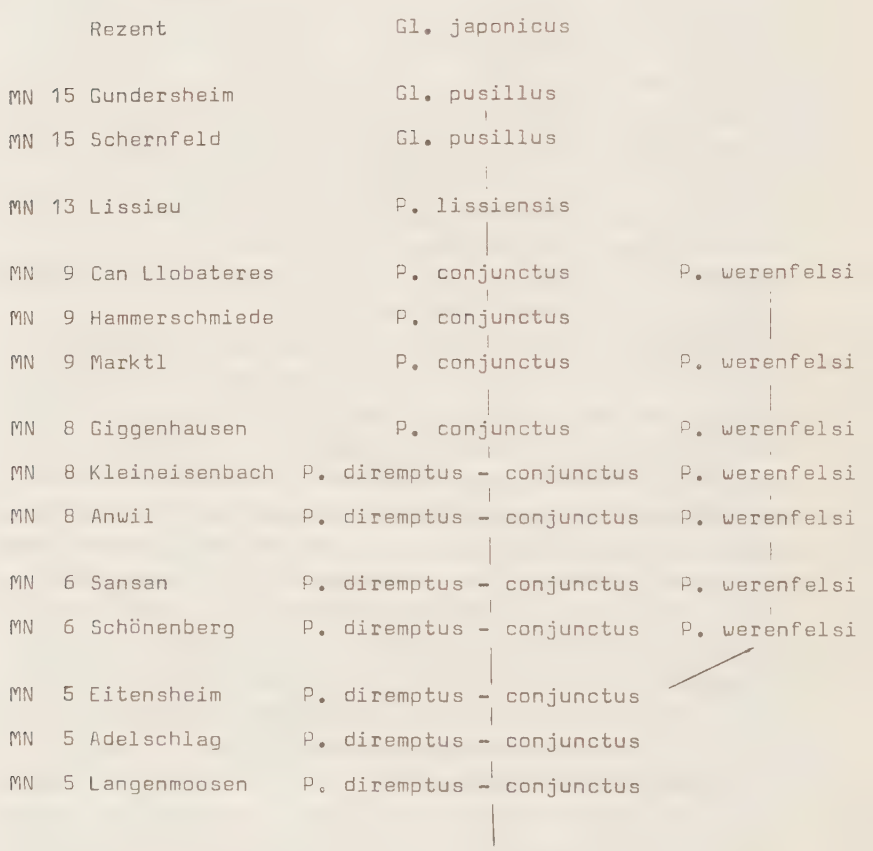
Diskussion:

Das geringe Material aus den vier Molassefundstellen bringt die Bestätigung der ENGESSER'schen Artdiagnose (1972, S. 211 - 212). Als gute Merkmale haben sich dabei die Lingualrandverbindung der beiden ersten und letzten Hauptgrate, der Endoloph, die Verbindung des Endolophs mit dem Vorderen Centroloph sowie die unterschiedliche Länge des Vorderen und Hinteren Centrolophs erwiesen. Dagegen unterliegt die Labialverbindung der beiden Centrolophe großen Schwankungen. Zur ursprünglichen Artdiagnose sei noch hinzuzufügen, daß der Zusatzgrat zwischen Centrolophid und Mesolophid an allen beobachteten unteren Molaren kürzer und lingualrandständiger ist als der entsprechende Grat an den Molaren von Microdyromys miocaenicus und in einigen Fällen eine Mesolophidverbindung aufweist. Eine kleine Korrektur bei der Artdiagnose ENGESSER's sei noch angebracht: Bei den auf S. 211 unten erwähnten "vier Sekundärgraten" für die ebenen Molaren sind nur drei Zusatz- oder Sekundärgrate festzustellen; der letzte Sekundärgrat - ebenso lang wie die vorderen - ist nichts anderes als der kürzere Hintere Centroloph.

Zusammenfassung und Ergebnisse:

Das prozentual anwachsende Auftreten der Gattung Paraglirulus und die gleichzeitige Abnahme der Häufigkeit von Microdyromys miocaenicus läßt sich auch innerhalb der Abfolge der sechs Molassefundstellen beobachten. Diese Feststellung und das ausschließliche Auftreten der Gattung Paraglirulus an der Fundstelle Marktl stimmt mit ähnlichen Beobachtungen ENGESSER's für den Bereich der Fundstellen Sansan - Anwil - Can Llobateres - Lissieu überein. Inwieweit für den süddeutschen Raum dafür Gründe ökologischer Art ausschlaggebend waren, wird auf S.350 diskutiert.
Das erstmalige Auftreten der Art werenfelsi in Schönenberg in deutlich kleineren Exemplaren als an der Fundstelle Sansan bestätigt die aufgrund der Größe und zahnmorphologischen Entwicklung der Microdyromys-Arten erzielte stratigraphische Einstufung. Der Größenunterschied (siehe **Seite** 290, 292) gibt gleichzeitig einen Hinweis auf die mögliche Entstehung dieser Art. Da an allen oberen Molaren von werenfelsi aus Schönenberg eine konstante Verbindung zwischen Vorderem Centroloph und Endoloph zu beobachten ist und die senkrecht zur Zahnlängsachse verlaufenden Hauptgrate auch an Paraglirulus diremptus bzw. conjunctus zu finden sind, halte ich eine Abspaltung der Art werenfelsi aus einer Population von P. conjunctus für weitaus wahrscheinlicher als aus Microdyromys miocaenicus.

Stammbaum der Arten von Paraglirulus und Glirulus



2.3.2 Gattung Microcyromys DE BRUIJN, 1966

Typusart: Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN, 1966

Typlokalität: Valdemoros III B

Original-Gattungsdiagnose: DE BRUIJN 1966, S. 11

Small Gliridae with cheek teeth that have a concave occlusal surface. Lingual outside of upper cheek teeth ornamented. The four main ridges of M^1, M^2 and M^3 are connected by an endoloph. Anterior centroloph of M^1 and M^2 longer than posterior centroloph. P 4 and M 3 relatively large compared to other genera. The accessory ridges are lower than the main ridges.

Erweiterte Gattungsdiagnose:
Kleine Gliriden mit konkaver Kaufläche, Lingualseite der oberen Zähne ornamentiert. Die vier Hauptgrate an M^{1-3} sind mittels Endoloph verbunden. Vorderer Centroloph der M^{1-2} länger als Hinterer, Verbindung der Centrolophe mit dem Endoloph nie vorhanden, Labialende des Anterolophs am M^1 immer isoliert; Labialende des Posterolophs an M^{1-2} ebenfalls isoliert. P 4 und M 3 im Vergleich zu anderen Gattungen relativ groß, Zusatzgrate niedriger als Hauptgrate.

Problemstellung:
Die Etablierung der Gattung Microdyromys durch DE BRUIJN 1966 mit den Arten koenigswaldi und complicatus ohne die eingehende Berücksichtigung der Form Dryomys praemurinus FREUDENBERG lag vor allem an der Größe und spärlichen Überlieferung letzterer Art. Autoren, die sich mit den Unterschieden zwischen praemurinus und koenigswaldi befaßten, gaben deshalb nur wenige stichhaltige Angaben. Nach DE BRUIJN 1966 (S. 94) besteht eine Differenz in der Größe und im

Längen-Breiten-Verhältnis von M_1 und M_2. HUGUENEY (1966, 1969), deren Untersuchungen an Microdyromys koenigswaldi vor allem auf dem Material von St. Victor und Coderet beruhten, gab in ihren Arbeiten nur die Ähnlichkeit beider Formen zu bedenken, stellte aber die Art praemurinus aufgrund der Gestaltung von Metaconid und Metalophid zur Gattung Glirudinus. Eine zusätzliche Erschwernis lag vor allem in der Tatsache, daß die Originalbeschreibung FREUDENBERG's von Dryomys praemurinus sich eben nur auf die beiden Unterkiefer (einer mit P_4, der andere mit M_{1-2}) bezog, da in dem damaligen Material Zähne des Oberkiefers fehlten.

Eine Trennung der Arten praemurinus und koenigswaldi aufgrund ihrer Größe lag wohl auch in der nicht zu übersehenden zeitlichen Differenz der Fundstellen bzw. der damaligen Dokumentationslücke.
Eine Vorabklärung - wie sie von HUGUENEY (1968, 1969) angedeutet wurde - ist vorauszuschicken: Aufgrund des Zahnmusters sind die als Glirudinus praemurinus beschriebenen Formen unbedingt zur Gattung Microdyromys zu stellen, da nach der Gattungsdiagnose von DE BRUIJN der Gattungsname Glirudinus einzig Gliriden mit schräggestellten Graten vorbehalten ist und weder an den FREUDENBERG'schen Belegstücken noch am neuen Material aus Gaimersheim (obere und untere Molaren) Zähne mit schräggestellten Graten, wie sie für die Gattung Glirudinus typisch sind, zu beobachten waren.

Im folgenden Kapitel werden in der zeitlichen Reihenfolge der berücksichtigten Fundstellen die Arten praemurinus und miocaenicus zunächst nicht separat behandelt, um Tendenzen der Zahnmorphologie und Übergangsformen besser herauszustellen.

2.3.2.1 Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG, 1941)

(Taf. XVII, Fig. 1 - 16)

1941 Dryomys praemurinus n. sp. - FREUDENBERG, Taf. 12, Fig. 15 - 16, Textfig. 14, S. 120 - 121

1957 partim Glirulus modestus DEHM,- SCHALK, S. 100, Taf. III, Fig. 20, Abb. 64

1958 Dryomys Nr. 1. - MEIN, S. 71 - 72, Fig. 113 - 119

1966 Microdryomys koenigswaldi n. sp., - DE BRUIJN, S. 11 - 14, Taf. I, Fig. 5, 6

1966 Peridyromys ? praemurinus (FREUDENBERG), - VOLLMAYR, S. 84, 85, - 87, 90, Taf. 7, Fig. 10, 12, Taf. 8, Fig. 4, 5, Taf. 9, Fig. 1, 5, 6, 19, 21, 22

1966 Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN. - VOLLMAYR, S. 100, Taf. 9, Fig. 5, 6

1967 Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN. - DE BRUIJN, S. 93 - 98, Lam. V, Fig. 2 - 6, 16, 19

1968 Glirudinus praemurinus (FREUDENBERG, 1941). - HUGUENEY, S. 9 - 12

1969 Glirudinus praemurinus (FREUDENBERG, 1941). - HUGUENEY, S. 134 - 136, Taf. I, Fig. 7 - 8, Textfig. 85 - 88

Material: Weißenburg 6 siehe Anhang
Gaimersheim 1939 XI
Wütherich 1954 XII
Schnaitheim 1940 V
Erkertshofen 1962 XIX
Vieux-Collonges
Langenmoosen 1951 XXVII
Adelschlag 1956 XIX
Schönenberg 1966 IX

Maße: siehe Anhang

Holotypus: M_{1-2}; 1939 X 21

Typlokalität: Gaimersheim

Original-Artdiagnose nach DE BRUIJN, 1966, S. 12
Microdyromys whose M^1 and M^2 have one extra ridge between protoloph and anterior centroloph. The lower cheek teeth have two extra ridges, one between anterolophid and metalophid and one betweeen mesolophid and posterolophid.

Beschreibung:
Da bereits durch DE BRUIJN (1966, 1967) und BAUDELOT (1966) eine ausreichende Beschreibung vorliegt, kann darauf verzichtet werden.

2.3.2.2 Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT, 1965)

(Taf. IX, Fig. 1 - 5; Taf. XVII, Fig. 1 - 16)

1950 Dryomys hamadryas MAJOR. - STEHLIN & SCHAUB, S. 301, Fig. 517

1965 Glirulus miocaenicus BAUDELOT. - BAUDELOT, S. 762, Fig. 2

1966 Microdyromys complicatus DE BRUIJN. - DE BRUIJN, S. 15 - 16, Fig. 7, 8

1972 Microdyromys miocaenicus BAUDELOT. - BAUDELOT, S. 318 - 327, Fig. 1, 2, 3, 4, non Fig. 5, 6, 7

1972 Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT). - ENGESSER, S. 205 - 208, Abb. 74, Diagr. 23

Material: Sandelzhausen: 1959 II siehe Anhang
Goldberg: 1966 XXXIV
Kleineisenbach: 1972 XVI
Giggenhausen: 1952 XIV

Maße: siehe Anhang

Holotypus: Maxillarbruchstück re. mit P^4 - M^2, (Sa 1.162) in BAUDELOT 1965, S. 762, Fig. 2A

Typlokalität: Sansan

Diagnose: Siehe BAUDELOT 1972, S. 319; DE BRUIJN 1966, S. 15

Merkmalsveränderungen an Microdyromys praemurinus und miocaenicus innerhalb der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Schnaitheim - Erkertshofen - Vieux-Collonges - Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg :

Untersuchungsmethode:
Zur Analyse der Merkmalsänderungen innerhalb der Arten praemurinus - miocaenicus wurden bevorzugt die Fundstellen Schnaitheim, Erkertshofen, Vieux-Collonges, Schönenberg und Sandelz-

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M_{1-2} von Microdyromys praemurinus(FREUDENBERG) und Microdyromys miocaenicus(BAUDELOT) an den Fundstellen Schnaitheim – Erkertshofen – Vieux-Collonges – Schonenberg – Sandelzhausen – Goldberg

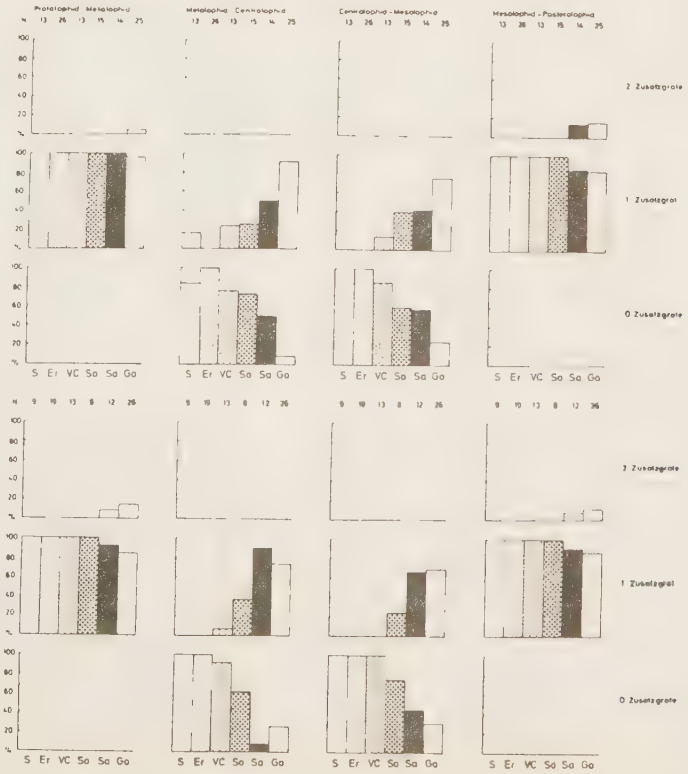


Diagramm 18

hausen und Goldberg herangezogen, da hier in größerem Umfang Material zur Verfügung stand. Anhand zahnmorphologischer Ergebnisse wurden dann Vergleiche bezüglich Entwicklungshöhe und stratigraphischer Zuordnung der restlichen Fundstellen, an denen diese Arten nur in geringerem Umfang auftraten, erstellt.

Unterkiefer:

P_4 : siehe Tabelle

M_{1-2}: Diagramm 38

a) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

M_1 : Das Diagramm 38 zeigt, daß im Bereich der fünf beobachteten Fundstellen die deutlichste Zunahme der Zusatzgrate im Bereich Metalophid - Centrolophid bzw. Centrolophid - Mesolophid erfolgt und sich bis zur jüngsten Fundstelle steigert. Eine weitere Komplizierung, nämlich die Verdoppelung der Zusatzgrate im Vorder- bzw. Hinterbereich, tritt erstmals in den jüngeren Fundstellen Goldberg und Sandelzhausen auf. Die Anlage des Zusatzgrates zwischen Metalophid und Centrolophid erfolgt zeitlich früher als die des entsprechenden Grates zwischen Centrolophid und Mesolophid.

M_2 : Hier bietet sich ein ähnliches Bild wie am M_1 : Auch hier erfolgt der deutlichste Anstieg der Zusatzgrate im Bereich Metalophid - Centrolophid und steigert sich anteilsmäßig bis zur jüngsten Fundstelle. Eine Verdoppelung der Zusatzgrate im Vorder- und Hinterbereich wird nur in den jüngeren Lokalitäten Sandelzhausen und Goldberg beobachtet. Der Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid tritt früher auf (schon in Vieux-Collonges) als der zwischen Centrolophid und Mesolophid (Schönenberg).

P_4 von Microdyromys praemurinus - miocaenicus Tab. 5

	N	Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid	Centrolophid	Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid
Goldberg	11	4	11	9
Sandelzhausen	8	2	7	8
Schönenberg	5	1	4	5
Vieux-Collinges	4	0	3	4
Erkertshofen	16	8	9	15
Schnaitheim	18	6	9	18

P^4 von Microdyromys praemurinus - miocaenicus

	N	Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph	Zusatzgrat zw. Protoloph u. Vord. Centroloph	Vorderer Centroloph	Hinterer Centroloph	Zusatzgrat zw. Hint. Centroloph u. Metaloph	Zusatzgrat zw. Metau. Posteroloph
Goldberg	16	1	-	16	1	-	1
Sandelzhausen	2	-	2	2	1	-	-
Schönenberg	9	-	2	8	7	-	-
Vieux-Collonges	1	-	-	1	1	-	-
Erkertshofen	7	-	4	7	4	-	-
Schnaitheim	3	-	-	1	2	1	-

Bemerkungen:

An den M_{1-2} ist eine deutliche Zunahme der Zusatzgrate von den älteren zu den jüngeren Fundstellen festzustellen. Sie beruht an den Fundorten Vieux-Collonges bis Goldberg überwiegend auf dem erstmaligen Auftreten bzw. der prozentualen Zunahme der Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophids. An den beiden Fundorten Sandelzhausen und Goldberg kommt teilweise noch eine Verdoppelung der Zusatzgrate in der Vorder- und Hinterhälfte hinzu. Am M_1 tritt der Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid schon an der Fundstelle Schnaitheim auf, am M_2 erscheint der betreffende Grat erst in Vieux-Collonges. M_1 mit vier Zusatzgraten - Vertreter der Art miocaenicus - erscheinen erstmals in Vieux-Collonges, M_2 mit entsprechender Gratzahl in Schönenberg.

b) Verbindungen des Labialrandes

Verbindungen der labialen Gratenden wurden nur am Bereich Anterolophid - Metalophid beobachtet.

M_1 : Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 30 %, Vieux-Collonges 23,1 %, Schönenberg 20 %, Sandelzhausen 33 %, Goldberg 16 %

M_2 : Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 12,5 %, Sandelzhausen 16,7 %, Goldberg 4 %.

Bemerkungen:

An den M_{1-2} scheint die Verbindung der labialen Gratenden von Anterolophid und Metalophid keinem Trend unterworfen zu sein. Lediglich am M_2 ist sie auf die jüngeren Fundstellen beschränkt.

c) Verbindungen des Lingualrandes:

M_1 : Verbindung Quertal Centrolophid - Mesolophid = geschlossener Lingualrand:
Schnaitheim 15,4 %, Erkertshofen 11,5 %, Vieux-Collonges 7,7 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 0 %, Goldberg 4 %.

Verbindung Metalophid - Lingualrand:
Schnaitheim 46,2 %, Erkertshofen 73,1 %, Vieux-Collonges 53,8 %, Schönenberg 93,3 %, Sandelzhausen 58,3 %, Goldberg 79,2 %.

Verbindung Centrolophid - Lingualrand:
Schnaitheim 53,6 %, Erkertshofen 62,5 %, Vieux-Collonges 100 %, Schönenberg 100 %, Sandelzhausen 75 %, Goldberg 91,7 %.

Bemerkungen:

An den M_1 tritt eine Verbindung von Centrolophid und Mesolophid bevorzugt - wenn auch in geringem Maße - an den älteren Fundstellen auf. Die beiden übrigen Verbindungen Metalophid - Lingualrand und Centrolophid - Lingualrand unterliegen innerhalb der Abfolge der sechs Fundstellen großen Schwankungen, doch finden sich die niedrigsten Werte jeweils an der ältesten Fundstelle, die höchsten an den drei jüngeren.

M_2 : Verbindung Centrolophid - Mesolophid = geschlossener Lingualrand:
Sie ist nur an den Molaren in Schnaitheim mit 11 % Anteil vertreten.

Verbindung Metalophid - Lingualrand:
Schnaitheim 56,6 %, Erkertshofen 68,4 %, Vieux-Collonges 61,5 %, Schönenberg 62,5 %, Sandelzhausen 46,2 %, Goldberg 21,1 %.

Verbindung Centrolophid - Lingualrand:
Schnaitheim 100 %, Erkertshofen 73,7 %, Vieux-Collonges 84,6 %, Schönenberg 100 %, Sandelzhausen 76,9 %, Goldberg 95,7 %.

Die Verbindung Centrolophid - Mesolophid an den M_2 ist im Gegensatz zu den M_1 nur auf die Fundstelle Schnaitheim beschränkt. Für die beiden restlichen Verbindungen ist innerhalb der Fundstellen kein Trend zu erkennen.

d) Verbindungen der Zusatzgrate:

M_1 : Verbindungen der Zusatzgrate mit Hauptgraten sind lediglich an den beiden jüngsten Fundorten Sandelzhausen und Goldberg zu beobachten. Der hinterste Zusatzgrat ist in Sandelzhausen mit einem Anteil von 9,1 % mit dem Posterolophid verbunden. An dem Fundort Goldberg existiert eine Verbindung des vordersten Zusatzgrates mit dem Metalophid in 8,7 % aller Fälle. Eine weitere Verbindung des Zusatzgrates zwischen Centrolophid und Mesolophid mit dem Centrolophid ist mit 6,3 % vertreten.

M_2 : Auch hier treten derartige Verbindungen erst an den beiden jüngsten Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg auf. Eine Verbindung des vordersten Zusatzgrates mit dem Metalophid tritt erstmalig in Sandelzhausen mit 7,7 % und in Goldberg mit 4,2 % auf, an letzterer Fundstelle existiert noch eine Verbindung des zweiten Zusatzgrates zwischen Centrolophid und Metalophid mit dem Metalophid.

M_3 von Mikrodyromys praemurinus - miocaenicus

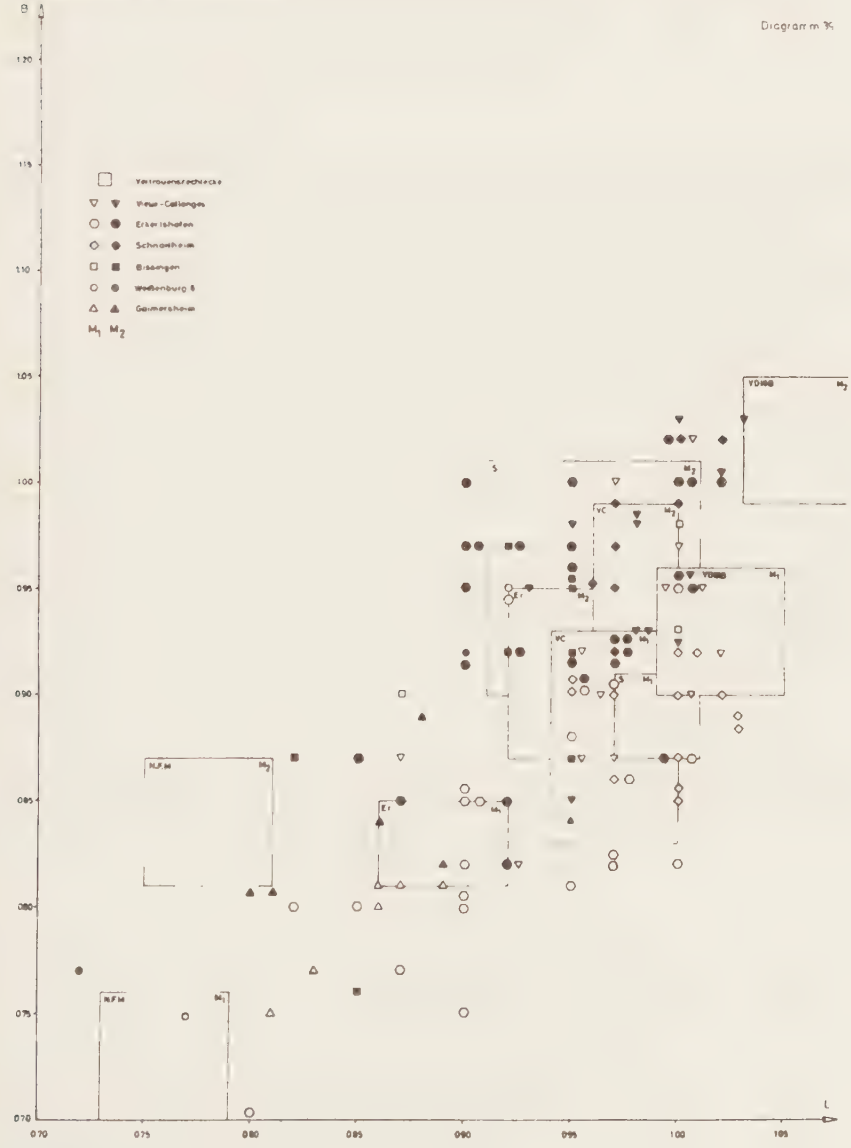
Tab. 6

	N	Zusatzgrat zwischen Anterolophid und Metalophid	Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid	Zusatzgrat zwischen Centrol. u.Mesolophid	Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid
Goldberg	19	19	7	2	19
Sandelzhausen	8	8	2	2	8
Schönenberg	7	6	1	-	7
Vieux-Collinges	6	3	-	-	4
Erkertshofen	12	12	-	-	12
Schnaitheim	7	7	-	-	7

M^3 von Mikrodyromys praemurinus - miocaenicus

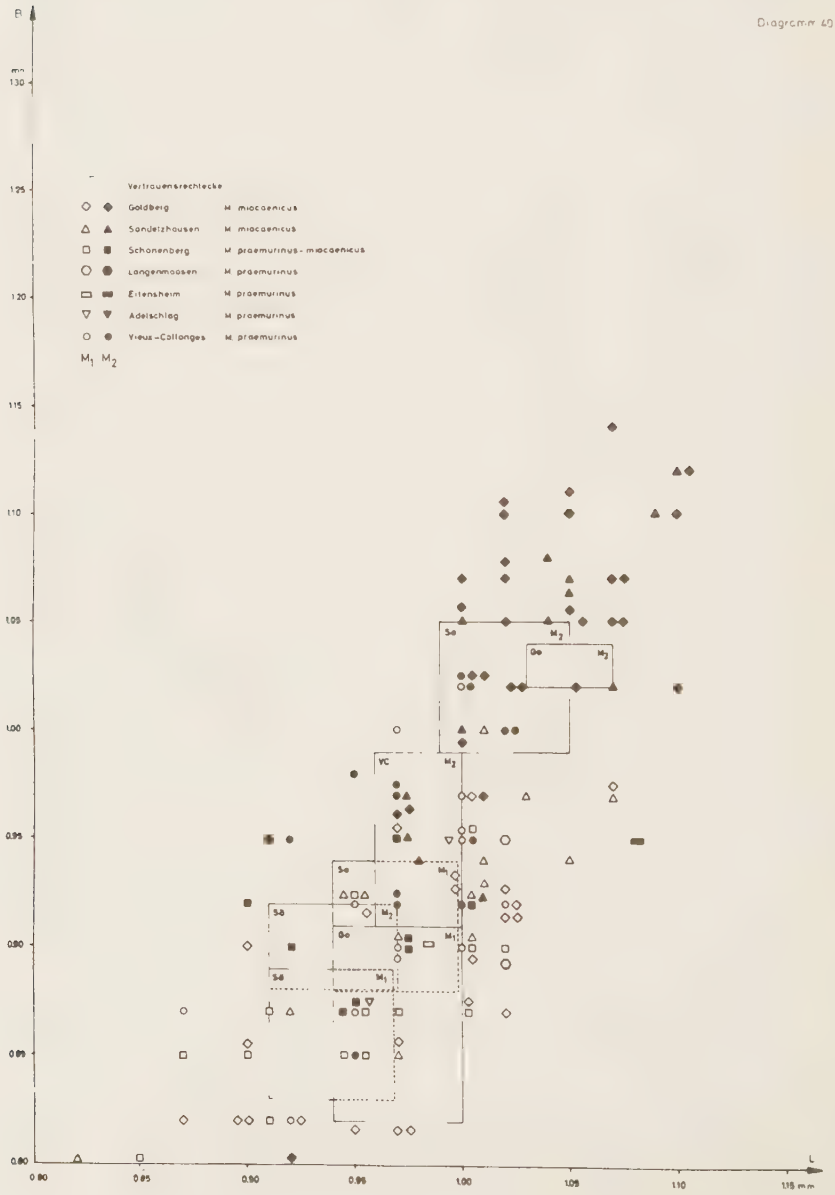
	N	Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph	Zusatzgrat zwischen Protoloph u.Vord.Centroloph	Zusatzgrat zw.Hinterem Centroloph und Metaloph	Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph
Goldberg	10	7	2	9	2
Sandelzhausen	1	-	-	1	-
Schönenberg	4	-	-	4	-
Vieux-Collonges	2	-	1	-	-
Erkertshofen	5	-	4	1	-
Schnaitheim	4	-	4	-	-

Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Microdyromys praemurinus(FREUDENBERG) und Microdyromys monspelensis AGUILAR an den Fundstellen: Nouv. Fac. Medecine – Gaimersheim – Weißenburg 6 – Bissingen – Schnaitheim – Erkertshofen – Vieux-Collonges – Valdemoros III/B mit Vertrauensrechtecken



Langen-Breiten-Diagramm der M_{1-2} von Microdyromys praemurinus (FREJDENBERG) und Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT) an den Fundstellen Vieux-Collonges – Adelschlag – Eltensheim – Langenmoosen – Schonenberg – Sandelzhausen – Goldberg mit Vertrauensrechten

Diagramm 40



Bemerkungen:

Verbindungen der Zusatzgrate mit Hauptgraten an den M_{1-2} sind selten und nur auf die beiden jüngsten Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg beschränkt.

e) Größenentwicklung:

Wegen der Fülle der Fundstellen und des überlieferten Materials wurden die Längen-Breiten-Diagramme für die M_{1-2} von praemurinus und miocaenicus aufgeteilt. Das Diagramm 40 umfaßt die Maße an den Fundstellen Vieux-Collonges - Adelschlag - Eitensheim - Langenmoosen - Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg. Es zeigt, daß sich die Vertrauensrechtecke der M_1 an den vier Fundstellen Vieux-Collonges - Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg überlappen. Dies bedeutet eine nicht signifikante Abweichung der am besten repräsentierten Fundstellen bezüglich der Größe der M_1. Die M_2 dagegen zeigen innerhalb dieser Abfolge eine deutliche Größenzunahme. Sie äußert sich zunächst an den beiden älteren Fundstellen in der Überlappung der Vertrauensrechtecke, an den jüngeren Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg im weiten Abstand der Vertrauensrechtecke der M_2 im Vergleich zu denen der M_1. Die M_2 der Fundstelle Vieux-Collonges erscheinen zunächst aufgrund der Durchschnittswerte und der Vertrauensrechtecke größer als die der jüngeren Fundstelle Schönenberg. Doch ist die Abweichung statistisch gesehen nicht signifikant, da sich die entsprechenden Vertrauensrechtecke beider Fundstellen überlappen.

M_3 : siehe Tabelle 6

Oberkiefer:

P^4 : siehe Tabelle 5

M^1 : siehe S. 320, Diagr.41

a) Anzahl und Verteilung der Zusatzgrate:

Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph: Schnaitheim 9 %, Erkertshofen 4 %, Vieux-Collonges 14,3 %, Schönenberg 12,5 %, Sandelzhausen 85,7 %, Goldberg 78,3 %.

Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph: Schnaitheim 100 %, Erkertshofen 100 %, Vieux-Collonges 85,7 %, Schönenberg 100 %, Sandelzhausen 100 %, Goldberg 100 %.

Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph: Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 37,5 %, Goldberg 39,1 %.

Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph: Schnaitheim 20 %, Erkertshofen 10,5 %, Vieux-Collonges 7,1 %, Schönenberg 12,5 %, Sandelzhausen 57,1 %, Goldberg 21,7 %.

Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph: Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 0 %, Goldberg 17,4 %.

Zusammenfassung:

Zunächst ist zu bemerken, daß an keiner der beobachteten Fundstellen mehr als ein Zusatzgrat zwischen zwei Hauptgraten zu finden war.
An den jüngeren Fundstellen ist eine sprunghafte Zunahme der

Prozentuale Verteilung der Zusatzgrate an den M^{1-2} von Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG) und Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT) an den Fundstellen Schnaitheim – Erkertshofen – Vieux-Collonges – Schonenberg – Sandelzhausen – Goldberg

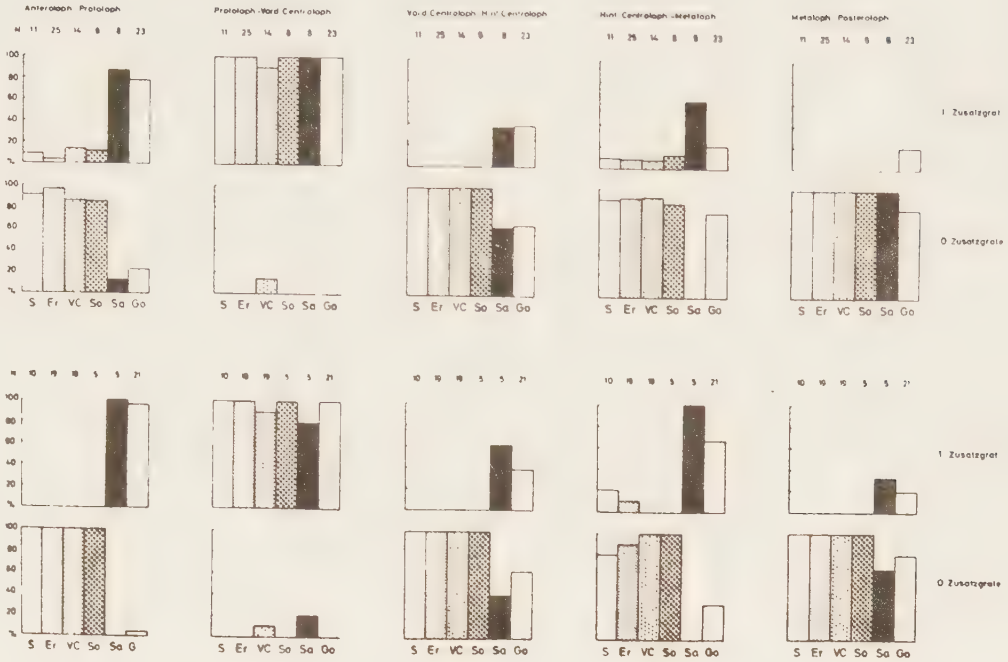


Diagramm 41

Zusatzgrate zu beobachten, die vor allem auf einen prozentualen Anstieg der Bereiche Anteroloph - Protoloph, Vorderer Centroloph - Hinterer Centroloph zurückzuführen ist, während die Bereiche Protoloph - Vorderer Centroloph und Metaloph - Posteroloph nur geringe Schwankungen zeigen. Erster und letzter Bereich, welche die Anteile der Zusatzgrate außerhalb des Trigons repräsentieren, kennzeichnen deutlicher als die übrigen Bereiche die artliche Barriere zwischen praemurinus und miocaenicus.

M^2 : siehe S. 320, Diagr.41

Zusatzgrat zwischen Anteroloph und Protoloph:
Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 100 %, Goldberg 95,2 %.

Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph:
Schnaitheim 100 %, Erkertshofen 100 %, Vieux-Collonges 89,5 %, Schönenberg 100 %, Sandelzhausen 100 %, Goldberg 100 %.

Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph:
Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 28,6 %, Goldberg 38,1 %.

Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph:
Schnaitheim 9,1 %, Erkertshofen 10,6 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 100 %, Goldberg 66,6 %.

Zusatzgrat zwischen Metaloph und Posteroloph:
Schnaitheim 0 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 33,3 %, Goldberg 23,8 %.

Bemerkungen:

Innerhalb der beobachteten Fundstellen ist an keinem der M^2 mehr als ein Zusatzgrat zwischen zwei Hauptgraten vorhanden. Wie an den M^1 sind auch hier dieselben Bereiche von einer deutlichen Zunahme der Zusatzgrate betroffen. Eine deutliche Zäsur der Steigerung liegt zwischen den Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen.

f) Verbindungen des Labialrandes:

M^1 : 1) Verbindung Anteroloph - Protoloph:

Eine derartige Verbindung existiert an keiner der bearbeiteten Fundstellen.

2) Verbindung Protoloph - Vorderer Centroloph:

Schnaitheim 72,72 %, Erkertshofen 58,33 %, Vieux-Collonges 100 %, Schönenberg 87,50 %, Sandelzhausen 85,71 %, Goldberg 95,05 %

3) Verbindung Hinterer Centroloph - Metaloph:

Schnaitheim 90 % , Erkertshofen 66,66 %, Vieux-Collonges 50 %, Schönenberg 50 %, Sandelzhausen 57,14 %, Goldberg 95,05 %

4) Verbindung Metaloph - Posteroloph:

Sie existiert an keiner der Fundstellen.

Bemerkungen:

Eine Labialrandverbindung zwischen den beiden ersten und den beiden letzten Hauptgraten ist am M^1 an keiner der Fundstellen vorhanden. Die Isolierung des ersten und letzten Hauptgrates kann als Gattungsmerkmal herangezogen werden. Die beiden übrigen Verbindungsbereiche unterliegen großen Schwankungen, die keinen sichtbaren Trend aufweisen.

M^2 :

Verbindung Anteroloph - Protoloph:
Schnaitheim 11,1 %, Erkertshofen 0 %, Vieux-Collonges 0 %, Schönenberg 0 %, Sandelzhausen 0 %, Goldberg 4,8 %.

Verbindung Protoloph - Vorderer Centroloph:
Schnaitheim 55,6 %, Erkertshofen 36,8 %, Vieux-Collonges 89,5 %, Schönenberg 75 %, Sandelzhausen 100 %, Goldberg 95 %.

Verbindung Hinterer Centroloph - Metaloph:
Schnaitheim 66,7 %, Erkertshofen 57 %, Vieux-Collonges 88,4 %, Schönenberg 75 %, Sandelzhausen 66,7 %, Goldberg 38,1 %.

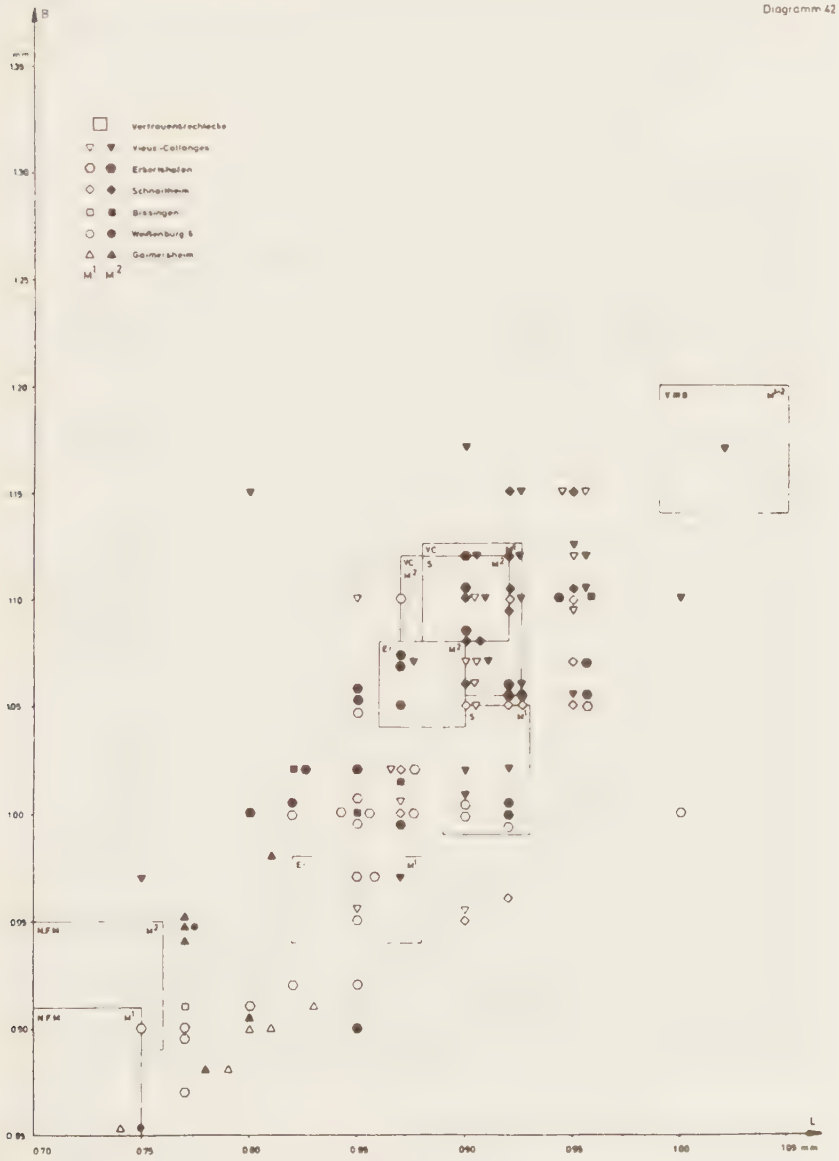
Verbindung Metaloph - Posteroloph:
Sie war an keiner der Fundstellen zu beobachten.

Bemerkungen:

Mit Ausnahme der Isolierung des Posterolophs, die als Gattungsmerkmal zu verwenden ist, unterliegen die übrigen Bereiche starken Schwankungen, die keinen ersichtlichen Trend aufweisen.

Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG) und Microdyromys monspeliensis AGUILAR an den Fundstellen Nouv. Fac. Medecine – Gaimersheim – Weißenburg 6 – Bissingen – Schnaitheim – Erkertshofen – Vieux-Collonges – Valdemoros III B mit Vertrauensrechtecken

Diagramm 42



Langen-Breiten-Diagramm der M^{1-2} von Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG) und Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT) an den Fundstellen Vieux-Collonges – Adelschlag – Eitensheim – Langenmoosen – Schonenberg – Sandelzhausen – Goldberg mit Vertrauensrechtecken

Diagramm 43

g) Verbindungen des Lingualrandes:

M^1 : Mit Ausnahme der Fundstelle Vieux-Collonges (92,9 %) ist an allen übrigen Lokalitäten ein durchgehender Endoloph vorhanden, der die beiden ersten und die beiden letzten Hauptgrate miteinander verbindet.

M^2 : An allen Fundstellen ist ein durchgehender Endoloph vorhanden.

h) Größenentwicklung: Diagramm 42, 43

Zum Größenvergleich wurden auch die M^{1-2} von Mikrodyromys monspeliensis AGUILAR (Nouv. Fac. Medec.) und Microdyromys praemurinus aus Valdemoros III b hinzugezogen.
Wie an den M_{1-2} wurden wegen der Fülle des Materials und der Fundstellen die Längen-Breiten-Diagramme der Arten von Microdyromys aus Gründen der besseren Übersicht geteilt. An Diagramm 42 fällt sofort auf, daß innerhalb der zeitlichen Abfolge Schnaitheim - Erkertshofen die Durchschnittsgrößen der M^{1-2} an der jüngeren Fundstelle signifikant kleiner sind als an der älteren. Diese Erscheinung wird auf eine interne Größenentwicklung innerhalb der gesicherten Fundstellenabfolge Bouzigues - Bissingen - Wintershof-West - Schnaitheim - Erkertshofen zurückgeführt, die auch die Arten Perdidyromys gregarius, Peridyromys brailloni und Miodyromys hamadryas biradiculus betrifft. An diesen Formen ist ein durchschnittlicher Größenrückgang von Wintershof-West über Schnaitheim nach Erkertshofen festzustellen. Für die Fundstelle Erkertshofen im Vergleich zu Vieux-Collonges drückt sich in den entsprechenden Vertrauensrechtecken ein deutlicher Größenunterschied des M^2 zum M^1 aus, während in Vieux-Collonges die beiden Molaren

annähernd gleich groß sind. Diese Größenrelation bleibt auch in Schönenberg bestehen. In Sandelzhausen und Goldberg dagegen weisen die Molaren im Vergleich zu Schönenberg und Vieux-Collonges eine signifikante Größenzunahme auf, wobei die M^2 innerhalb der Fundstellen durchschnittlich deutlich größer sind als die M^1.

Zusammenfassung der zahnmorphologischen Veränderungen innerhalb der Fundstellenabfolge Schnaitheim - Erkertshofen - Vieux-Collonges - Schönenberg - Sandelzhausen - Goldberg

Innerhalb der sechs bearbeiteten Fundstellen erfolgt ein Übergang der Art praemurinus in die Art miocaenicus. Dieser Wandel vollzieht sich an den oberen und unteren Molaren hauptsächlich durch die Anlage von Zusatzgraten zwischen den Hauptgraten. An den unteren Molaren geschieht dies vorzugsweise in den freien Tälern zu beiden Seiten des Centrolophids bzw. durch Verdoppelung oder Verdreifachung des vordersten und letzten Zusatzgrates an den oberen Molaren durch Anlage von Zusatzgraten außerhalb und innerhalb des Trigons. Übergangsformen - sie vermitteln in bezug auf ihre Gratzahl zwischen den "reinrassigen" Exemplaren gemäß der Artdefinitionen nach DE BRUIJN - treten vereinzelt schon in älteren Fundstellen wie z. B. Schnaitheim auf, erreichen aber erst an der jüngeren Fundstelle Schönenberg eine zahlenmäßige Bedeutung. Sie zeigen, daß der Übergang zwischen praemurinus und miocaenicus sich schrittweise vollzog. Die Größenzunahme der oberen und unteren Molaren ist wenig deutlich; lediglich die zweiten oberen und unteren Molaren der Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg zeigen in Relation zu den jeweiligen ersten Molaren eine deutliche Größenzunahme. Andere zahnmorphologische Veränderungen als die Zusatzgrate - wie Verbindungen des Lingual- oder Labialrandes - trugen wenig zur Systematik bei. Lediglich die labiale Iso-

lierung des Posterolophs am M^2 sowie die des Anterolophs und Posterolophs am M^1 sollten zur Gattungsdefinition herangezogen werden.

Ergebnisse der bearbeiteten Fundstellen:

a) Die Art koenigswaldi der Gattung Microdyromys muß zugunsten der Art praemurinus fallengelassen werden.
DE BRUIJN (1966, S. 12) führte zwei Argumente, die Arten praemurinus und koenigswaldi trotz der gemeinsamen Zahnmorphologie voneinander zu trennen: die unterschiedliche Größe der Arten zum damaligen Bearbeitungszeitpunkt und das unterschiedliche Proportionsverhältnis von M_1 zu M_2. In der Größe vermittelnde Formen aus den Fundstellen Bissingen, Schnaitheim, Erkertshofen und Vieux-Collonges (stratigraphisch vermittelnde Fundstellen zwischen Gaimersheim und Valdemoros III B) entkräften dieses Argument. Das zweite Argument besteht im unterschiedlichen L-B-Verhältnis an den beiden ersten unteren Molaren. Es beträgt in dem Neumaterial von Gaimersheim zwischen 1,06 bis 1,11 für den M_1 und zwischen 1,02 bis 1,07 für den M_2; in der Typlokalität Valdemoros III B bei 1,09 für den M_1 und 1,04 für den M_2; beides Werte, die also durchaus im Bereich der Gaimersheimer Maße liegen.

b) Die Art complicatus der Gattung Microdyromys muß zugunsten der Art miocaenicus fallengelassen werden.
Wie schon ENGESSER (1972, S. 205) feststellte, gibt es keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Holotypen von Microdyromys complicatus und Microdyromys miocaenicus. Der Artname miocaenicus BAUDELOT 1965 ist aus Prioritätsgründen dem Artnamen complicatus vorzuziehen.

c) Die Ansicht DE BRUIJN's, koenigswaldi = praemurinus sei der Vorläufer von complicatus = miocaenicus wird aufgrund des bearbeiteten Materials bestätigt; eine "Übergangsfauna" wie in Manchones ist auch in Schönenberg vorhanden.
Zusatzgrate außerhalb des Trigons - wie sie nach Definition der Art miocaenicus gefordert werden - sind an einem Exemplar der M^1 in Gaimersheim und an einem weiteren Exemplar in Schnaitheim beobachtet worden. In Erkertshofen besitzen eines von 24 und in Vieux-Collonges 2 von 12 Exemplaren einen derartigen Zusatzgrat. Letztere Werte betreffen jedoch nur die M^1, die entsprechenden M^2 dagegen besitzen nur Zusatzgrate innerhalb des Trigons. An den M_1 tauchen erstmals in Vieux-Collonges zwei Exemplare mit je einem Zusatzgrat zu beiden Seiten des Centrolophids auf (2 von 11), während die M_2 nach Artdefinition von praemurinus nur je einen Zusatzgrat in der Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes besitzen. Vermittelnde Formen zwischen den Artabgrenzungen - wie etwa untere Molaren mit drei Zusatzgraten (davon einer vor oder hinter dem Centrolophid) und obere Molaren mit nur einem Zusatzgrat (außerhalb des Trigons oder zwischen den beiden Centrolophen) in Schnaitheim bzw. drei Zusatzgraten innerhalb des Trigons in Sandelzhausen - sind ebenfalls vorhanden.

Aus oben erwähnten Überlegungen wird die zahnmorphologische Zäsur zwischen den Fundstellen Schnaitheim - Erkertshofen - Vieux-Collonges - Schönenberg einerseits und Sandelzhausen - Goldberg andererseits als Grenze der Arten praemurinus und miocaenicus aufgefaßt. Aufgrund der zwischen beiden Arten vermittelnden Exemplare ist es wahrscheinlicher, die Zäsur auf Dokomentationslücken zurückzuführen als auf eine phylogenetische Akzeleration.

Vergleiche mit anderen Fundstellen:

Obere Süßwassermolasse:

Adelschlag:

Von den vier überlieferten Molaren aus Adelschlag besitzt der M_1 neben den beiden Zusatzgraten in seiner Vorder- und Hinterhälfte ein Zusatzhügelchen zwischen Metalophid und Centrolophid, der M_2 nur die ersteren zwei Zusatzgrate. Am M^1 sind ebenfalls nur zwei Zusatzgrate vorhanden: einer vor dem Vorderen Centroloph, ein zweiter hinter dem Hinteren Centroloph gelegen. Der M^3 zeigt neben einem Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph ein kurzes Grätchen in der labialen Zahnhälfte zwischen Anteroloph und Metaloph. Im Vergleich mit den Exemplaren der fünf gut belegten Fundstellen sind diese Zähne der Art praemurinus zuzuordnen.

Eitensheim:

Sowohl die beiden P_4 als auch die zwei M_1 und zwei M_2 zeigen je einen Zusatzgrat in Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes. Der obere Praemolar zeigt fünf Hauptgrate (darunter innerhalb des Trigons nur der Vordere Centroloph) ohne Zusatzgrate. An den drei M^1 und einem M^2 findet sich nur je ein Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph. Mit Ausnahme eines M^1 und eines M^2 sind die übrigen Molaren stark usiert. Die Zähne sind der Art praemurinus zuzuordnen.

Langenmoosen:

Der einzige P_4 besitzt nur einen Zusatzgrat zwischen Mesolophid und Posterolophid. Von den drei M_1 zeigt einer nur die zwei üblichen Zusatzgrate, die beiden anderen Molaren noch einen dritten Zusatzgrat zwischen Metalophid und Centrolophid. Von den zwei M^1 trägt einer einen Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph, der zweite zwei

Zusatzgrate (je einer zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph sowie zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph).
Die Zähne sind der Art praemurinus zuzuordnen.

Spaltenfüllungen:

Weißenburg 6:

Die beiden unteren Molaren (M_1, M_2) zeigen je einen Zusatzgrat in Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes; auch die beiden oberen Molaren (M^1, M^2) besitzen nur einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph.

Gaimersheim:

Der P_4 von Gaimersheim besitzt nur einen Zusatzgrat in der Hinterhälfte des Zahnes, alle M_1 jeweils zwei Zusatzgrate. Die vier M^1 und drei M^2 aus dem nach 1945 gesammelten Material zeigen immer einen Zusatzgrat zwischen Vorderem Centroloph und Protoloph.
Die Durchschnittswerte der oberen und unteren Molaren liegen deutlich unter denen der Werte aus Erkertshofen.

Bissingen:

Die fünf M_1 und acht M_2 besitzen alle jeweils zwei Zusatzgrate, ihre Durchschnittswerte liegen deutlich über den Werten der Molaren aus Erkertshofen. Ein M^1 und vier M^2 streuen in ihren Einzelwerten zu stark,um eine genauere Aussage zu treffen, sie besitzen jeweils nur einen Zusatzgrat zwischen Protoloph und Vorderem Centroloph.
Wegen der fehlenden Zusatzgrate außerhalb des Trigons an den oberen Molaren sind die Exemplare aller drei Spaltenfüllungen der Art praemurinus zuzuordnen.

Sansan:

Ein Vergleich der miocaenicus-Populationen von Sandelzhausen, Goldberg und Sansan gestaltet sich etwas schwierig, da mit Sicherheit unter den Formen aus Sansan auch Vertreter einer kleinen Art von Paraglirulus vorhanden sind. Hinweise gibt BAUDELOT (1972, S. 235) selbst, wenn sie von einer Verbindung des Vorderen Centrolophs mit dem Endoloph berichtet. Zudem entspricht die Abbildung (Taf. XII, Fig. 5, 6) Molaren der Gattung Paraglirulus und nicht Microdyromys miocaenicus.

Für einen zahnmorphologischen Vergleich des Materials aus Sansan mit den Exemplaren aus Sandelzhausen und Goldberg fallen die M_2 sowie die M^{1-2} als Vergleichsobjekte weg, da erstere nur generalisiert beschrieben und letztere zusammengefaßt wurden. Da nur die M_1 aus Sansan exakt beschrieben wurden, kann ein Vergleich der Fundstellen nur auf den zahnmorphologischen Unterschieden der M_1 beruhen.

Der prozentuale Anteil von Exemplaren mit nur zwei Zusatzgraten (je einer in Vorder- und Hinterhälfte des Zahnes) beträgt in Sandelzhausen 50 %, in Sansan 6 % und in Goldberg 4 %.
Der prozentuale Anteil der Exemplare mit vier Zusatzgraten (je einer zwischen den fünf Hauptgraten) ist mit 40 % in Sandelzhausen am geringsten, während wir in Sansan und Goldberg mit 77 % bzw. 72 annähernd gleiche Werte finden.

Mit diesen Zahlen ist festgelegt, daß - abgesehen von der eindeutigen geologischen Situation Goldberg jünger als Sandelzhausen (siehe auch Stratigraphie S. 342) - in Sandelzhausen die weniger evoluierten Zähne zu finden sind, während die Fundstellen Sansan und Goldberg bezüglich ihrer Evolutionshöhe (Einbau von Zusatzgraten) annähernd gleich sind.

Ein Vergleich der prozentualen Anteile der vier Zusatzgratbereiche an den M_1 innerhalb der drei Fundstellen bringt folgende Werte:

Zusatzgrate	Sandelzhausen N = 14				Sansan N = 100				Goldberg N = 25			
3			7,14 %	2 %			1 %					8 %
2			7,14 %	6 %			5 %	4 %				8 %
1	100 %	57,14 %	57,14 %	85,71 %	92 %	88 %	94 %	94 %	96 %	92 %	76 %	84 %
0		42,85 %	42,85 %			12 %	6 %			8 %	24 %	
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d

a = Zusatzgratbereich zwischen Anterolophid und Metalophid
b = Zusatzgratbereich zwischen Metalophid und Centrolophid
c = Zusatzgratbereich zwischen Centrolophid und Mesolophid
d = Zusatzgratbereich zwischen Mesolophid und Posterolophid

Erwartungsgemäß sind in Sandelzhausen die prozentualen Anteile der Zusatzgrate für die Einzelbereiche niedriger als in Sansan oder Goldberg. Dies äußert sich im konstanten Auftreten nur eines Zusatzgrates (100 %) zwischen Anterolophid und Metalophid und in den deutlich niedrigeren Werten der Zusatzgrate zu beiden Seiten des Centrolophids. Lediglich im letzten Bereich finden sich Verdoppelungen und Verdreifachungen des Zusatzgrates.

Ein Unterschied in den Zusatzgraten zwischen Sansan und Goldberg besteht lediglich für den Bereich Centrolophid - Mesolophid. Hier findet sich in Sansan ein um 18 % höherer Anteil als in Goldberg. Ein schwächer ausgeprägter Unterschied ist der größere Anteil der doppelt- und dreifachen Zusatzgrate im letzten Bereich zwischen Mesolophid und Posterolophid an der Fundstelle Goldberg. Beim Vergleich der Durchschnittsgrößen der unteren Molaren liegen die Exemplare der M_1 aus Sansan im Bereich der entsprechenden Werte aus Sandelzhausen und Goldberg, doch sind die Durchschnittswerte der M_2 deutlich niedriger als in den beiden letztgenannten Fundstellen. Dies bedeutet, daß das Größenverhältnis von M_1 zu M_2 in Sansan noch nicht so extrem wie in Sandelzhausen oder Goldberg ausgebildet ist.

Auch ein Vergleich zwischen den M^{1-2} der Fundstellen Sansan - Goldberg ist mit einigen Fehlern behaftet. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, bestehen zwischen den M^1 und M^2 von Goldberg prozentuale Unterschiede in den einzelnen Bereichen der Zusatzgrate. Generell sind die M^2 mit mehr Zusatzgraten versehen, wobei am M^2 der Zusatzgrat zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph deutlich häufiger vorhanden ist als am M^1. Eine Vermengung der M^{1-2}, wie sie durch BAUDELOT bei ihrer Beschreibung (S. 325) erfolgte, bringt also nur eine generelle Aussage für die Anzahl der Zusatz-

grate, trägt aber nicht zur Klärung der relativen Unterschiede bzw. Evolutionsgeschwindigkeit der einzelnen Molaren bei.

Zusammenfassung:

Ein Vergleich zahnmorphologischer Art zwischen den Fundstellen Sandelzhausen und Goldberg einerseits und Sansan andererseits konnte mangels Beschreibung der Exemplare von Sansan nur für die M_1 erfolgen. Der geologische bzw. stratigraphische Unterschied zwischen den Fundpunkten Sandelzhausen und Goldberg, der sich auch deutlich in der Zahnmorphologie äußert, war zunächst ein entscheidender Faktor. Wenn wir einen kontinuierlichen Übergang der Arten M. praemurinus zu M. miocaenicus annehmen, wie er auch zum ersten Male von DE BRUIJN 1956 festgestellt und in dieser Arbeit bestätigt wurde, so ist aus Gründen der zahnmorphologischen Merkmale (Zunahme der Zusatzgrate) Sandelzhausen stratigraphisch deutlich älter als Sansan einzustufen. Die Fundstellen Sansan und Goldberg zeigen bezüglich der Entwicklungshöhe ihrer M_1 annähernd gleiche Werte und sind in den höheren Teil der MN 6 (Neogene Mammal Units, MEIN 1975) einzustufen. Für eine detailliertere Einstufung Sansan jünger als Goldberg gibt es einen Hinweis: Von den 16 Exemplaren des P^4 von Goldberg besitzt nur eines neben dem immer vorhandenen Vorderen Centroloph einen Hinteren Centroloph, ein Exemplar einen Zusatzgrat innerhalb des Trigons; von den 44 oberen Praemolaren aus Sansan neben dem Vorderen Centroloph dagegen zeigen 20 % einen Hinteren Centroloph und 22 % einen Zusatzgrat innerhalb des Trigons. Damit sind die P^4 aus Sansan deutlich stärker molarisiert als die entsprechenden Exemplare aus Goldberg.

3. STRATIGRAPHISCHE ERGEBNISSE

Aufgrund der Entwicklungshöhe einzelner Arten sowie der Kombination verschiedener Elemente der Gliridenfaunen wird eine stratigraphische Abfolge der einzelnen Fundstellen der oberen Süßwassermolasse erstellt. Dabei werden die Ergebnisse von FAHLBUSCH (1964, 1966, 1975) berücksichtigt, der sich mit der Phylogenie der Eomyiden und Cricetiden dieses Areals befaßte und im Detail Möglichkeiten der stratigraphischen Gliederung aufgrund zahnmorphologischer Merkmale ausschöpfte.

3.1 Langenmoosen (MN 5):

a) Faunenelemente

Miodyromys hamadyas hamadryas	60 Zähne	88,20 %
Microdyromys praemurinus	7 Zähne	10,30 %
Paraglirulus diremptus-conjunctus	1 Zahn	1,50 %

b) Ökologische Deutung

Mit 88,20 % vertritt die Gattung Miodyromys den Anteil einer Baum- oder Buschsavanne, während die beiden restlichen Arten als silvicole Formen zu betrachten sind.

c) Zeitliche Einstufung

Nach FAHLBUSCH 1964 (S. 131) wird die Fundstelle Langenmoosen aufgrund der Entwicklungshöhe von Cotimus aff.medius und Democricetodon minor gracilis älter als Sansan und jünger als Vieux-Collonges eingestuft.

Die Fundstellen Langenmoosen, Eitensheim, Adelschlag und Hesselohe bilden aufgrund des Auftretens von Miodyromys hamadryas hamadryas im Gegensatz zur Lokalität Schönenberg eine zeitliche Einheit, die sie einerseits gegen die älteren Spaltenfüllungen mit Miodyromys hamadryas biradiculus, andererseits gegen die Fundstelle Schönenberg mit dem Erstauftreten von Miodyromys aegercii, dem letztmaligen Auftreten von Miodyromys hamdryas hamadryas und wachsenden Anteil von Paraglirulus-Vertretern, also jüngeren Formen, abgrenzen. Alle vier oben erwähnten Fundstellen können aufgrund ihrer mangelhaften und einseitigen Dokumentation nur in Beziehung zur gut belegten jüngeren Fundstelle Schönenberg gesetzt werden. Eine relative Aussage zur Altersbeziehung Langenmoosen - Schönenberg beruht auf einem Vergleich der Entwicklungshöhe von Miodyromys hamadryas hamadryas. Mit einer geringeren Zusatzgratdichte von 1,55 zu 2,25 an den M_2 sind die Molaren aus Langenmoosen die deutlich weniger evoluierten Zähne. Ähnlich verhält es sich mit den M^2. Mit einem Anteil des Zusatzgrates zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph von 11 % zu 33 % und einem Anteil des Zusatzgrates zwischen Hinterem Centroloph und Metaloph von 33 % zu 58 % in Schönenberg sind die Molaren aus Langenmoosen deutlich weniger entwickelt. Damit ergibt sich für Langenmoosen eine ältere Einstufung.

Eitensheim (MN 5):

a) Faunenelemente

Bransatoglis astaracensis	13 Zähne	22,40 %
Microdyromys praemurinus	10 Zähne	17,20 %
Eomuscardinus sansaniensis	4 Zähne	6,90 %
Miodyromys hamadryas hamadryas	28 Zähne	48,30 %
Paraglirulus diremptus - conjunctus	3 Zähne	5,20 %

b) Ökologische Deutung

Mit den Gattungen Bransatoglis, Microdyromys und Paraglirulus sind die Waldformen zu 45 % vertreten, während die Bewohner des offeneren Geländes mit 55 % knapp überwiegen.

c) Zeitliche Einstufung

Nach FAHLBUSCH (1964, S. 132) ist die Fundstelle Eitensheim "aufgrund der quantitativen und qualitativen Übereinstimmung ihrer Fauna mit derjenigen von Langenmoosen in das untere Torton, möglicherweise in das obere Helvet einzustufen". Unglücklicherweise sind die drei in den Fundstellen Langenmoosen und Eitensheim auftretenden Gliriden (Microdyromys praemurinus, Miodyromys hamdryas hamadryas, Paraglirulus diremptus-conjunctus) nicht gerade häufig vertreten. Somit können weder in bezug auf die Größe noch die Anzahl der Zusatzgrate signifikante Aussagen für die Entwicklungshöhe der einzelnen Arten getroffen werden. Lediglich aufgrund des gemeinsamen Auftretens der drei Gliridenarten ist eine zeitliche Einstufung entsprechend der Fundstelle Langenmoosen in die "Mammal Unit" MN 5 möglich.

Adelschlag (MN 5):

a) Faunenelemente

Pseudodryomys ibericus	2 Zähne	3,30 %
Miodyromys hamadryas hamadryas	54 Zähne	90,00 %
Microdyromys praemurinus	4 Zähne	6,70 %

b) Ökologische Deutung

Die artenarme Gliridenfauna von Adelschlag weist mit einem Anteil von 93,3 % einen ungewöhnlich hohen Prozentsatz an Vertretern offener Standorte auf. Dementsprechend gering ist der Restanteil der waldgebundenen Form.

c) Zeitliche Einstufung

Nach FAHLBUSCH (1964, S. 132) war das Alter der Fundstelle aufgrund des Auftretens von Megacricetodon gregarius bavaricus vorläufig als unteres Torton festgelegt. Ein Größenvergleich zwischen den unteren Molaren (am besten belegt) von Adelschlag und Langenmoosen zeigt, daß die Exemplare von M. hamadryas hamadryas zwar die kleinsten der vier Fundstellen sind, aber bezüglich ihrer Entwicklungshöhe (Anzahl der Zusatzgrate) durchaus den Molaren von Langenmoosen entsprechen. Aufgrund der quantitativ und qualitativ armen Fauna darf lediglich ein etwa zeitgleiches Alter mit der Fundstelle Langenmoosen angenommen werden.

Hesselohe (MN 5):

a) Faunenelemente

Pseudodryomys ibericus	5 Zähne	11,90 %
Miodyromys vagus	22 Zähne	52,40 %
Miodyromys hamadryas hamadryas	15 Zähne	35,70 %

b) Ökologische Deutung

Alle drei Arten werden als Bewohner des offeneren Geländes angesehen, Waldformen fehlen.

c) Zeitliche Einstufung

Keine der drei aufgeführten Arten läßt eine genauere zeitliche Einordnung zu. Nach FAHLBUSCH (1964, S. 132) ist ein der Fundstelle Eitensheim entsprechendes Alter anzunehmen.

3.2 Schönenberg (MN 6):

a) Faunenelemente

Miodyromys hamadryas hamadryas	130 Zähne	36,00 %
Miodyromys aegercii	104 Zähne	28,80 %
Microdyromys koenigswaldi	61 Zähne	16,90 %
Pseudodryomys ibericus	43 Zähne	11,90 %
Pseudodryomys simplicidens	11 Zähne	3,00 %
Paraglirulus werenfelsi	9 Zähne	2,50 %
Paraglirulus conjunctus	1 Zahn	0,30 %
Bransatoglis astaracensis	1 Zahn	0,30 %
Eomuscardinus sansaniensis	1 Zahn	0,30 %

b) Ökologische Deutung

Unter Berücksichtigung der an den Fundstellen Goldberg und Spitzberg gezogenen Folgerungen (siehe Ökologie der Gattungen Miodyromys und Microdyromys) ergibt sich an der Fundstelle Schönenberg folgende Situation: 80,03 % der Gliridenfauna (die Gattungen Miodyromys, Pseudodryomys und Muscardinus) repräsentieren den Anteil der Bewohner eines offenen Geländes in Form einer Baum- oder Buschsavanne, während nur 19,97 % des Anteils zu den waldgebundenen Formen gerechnet werden (Microdyromys, Paraglirulus und Bransatoglis). Mit neun Arten ist Schönenberg unter den älteren Molassefundstellen die bisher artenreichste.

c) Zeitliche Einstufung

Die von FAHLBUSCH 1975 an Keramidomys carpathicus beobachteten Unterschiede innerhalb der Fundstellen Schönenberg und Sandelzhausen wurden aufgrund des spärlichen Materials als zu wenig gravierend gewertet, um eine zeitliche Stellung der beiden Lokalitäten zueinander festzulegen. Zur Beurteilung der stratigraphischen Lage bietet die Zusammensetzung der Gliridenfauna sowie die Evolutionshöhe der einzelnen Arten eine sicherere Grundlage.

Zunächst steht fest, daß die Fundstelle Schönenberg aufgrund der Entwicklungshöhe von Miodyromys hamadryas hamadryas jünger einzustufen ist als die zu einer zeitlichen Einheit zusammengefaßten Fundstellen Langenmoosen, Eitensheim, Adelschlag und Hesselohe. Dazu kommt das erstmalige Auftreten von Paraglirulus werenfelsi und Miodyromys aegercii. Die Exemplare ersterer Art sind deutlich kleiner als die der Formen von Sansan oder Anwil. Eine Detailabgrenzung, die direkt die zeitliche Stellung der Fundstellen Sandelzhausen und Schönenberg anspricht, liegt in der Ausbildung der Molaren von Miodyromys aegercii. Sie sind in Schönenberg noch deutlich kleiner als in Sandelzhausen, zudem besitzen sie weniger Zusatzgrate. Die Molaren von Microdyromys in Schönenberg sind als Übergangspopulation praemurinus-miocaenicus anzusprechen, die Exemplare sind deutlich kleiner als die "reine" miocaenicus-Population aus Sandelzhausen. Verdoppelungen der Zusatzgrate an den unteren Molaren und Zusatzgratverbindungen mit den Hauptgraten treten erstmals in Sandelzhausen und Goldberg bzw. Spitzberg auf, ebenso wie der Zusatzgrat zwischen Vorderem und Hinterem Centroloph an den oberen Molaren. Damit wird klar, daß beide Arten an der Fundstelle Schönenberg noch nicht das Entwicklungsniveau der Fundstelle Sandelzhausen erreicht haben und somit Schönenberg als ältere der beiden Lokalitäten anzusprechen ist, aber sich als jünger als die Fundstellen Langenmoosen, Eitensheim, Adelschlag und Hesselohe erweist.

3.3 Sandelzhausen (MN 6):

a) Verteilung der Faunenelemente

Miodyromys aegercii	266 Zähne	72,80 %
Microdyromys miocaenicus	65 Zähne	17,80 %
Bransatoglis astaracensis	18 Zähne	4,90 %
Prodryomys satus	16 Zähne	4,40 %

b) Ökologische Deutung

Entgegen den durch Großsäuger gewonnenen Aussagen ist der überwiegende Anteil (72 %) der Gliriden einem offenen Biotop, etwa dem einer Baum- oder Buschsavanne, zuzuordnen (siehe auch Ökologie).

c) Zeitliche Einstufung

Die über den Schichten von Sandelzhausen liegenden Bentonite des Raumes Mainburg - Landshut (nach absoluter Datierung $14,6 \pm 0,8 \times 10^6$ Jahre, also zeitgleich mit Suevitgläsern des Rieses) liefern die Obergrenze der Altersdatierung. Nach FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1974 ergibt sich aufgrund der Cricetidenfauna, "daß die Fauna von Sandelzhausen sicher jünger ist als die ältesten der Oberen Süßwassermolasse (z. B. Langenmoosen, Hesselohe)." Da ich bei der zeitlichen Einstufung von Schönenberg ein jüngeres Alter im Vergleich zu Langenmoosen nachweisen konnte, liegt ein Vergleich Schönenberg - Sandelzhausen aufgrund der Entwicklungshöhe der Arten Miodyromys aegercii und Microdyromys miocaenicus nahe.

Im systematischen Teil der Arbeit wurde bereits gezeigt, daß der Übergang der Art praemurinus nach miocaenicus, der sich schon an der Fundstelle Schönenberg andeutete,

bereits in Sandelzhausen vollzogen ist. Diese Ereignis war verbunden mit einer Größenzunahme der M_2^2 und einem höheren Anteil der Zusatzgrate, an den unteren Molaren mit Verdoppelungen der Zusatzgrate, an den oberen mit Zusatzgraten außerhalb des Trigonbereichs.
Die zweite, beiden Fundstellen gemeinsame Form, Miodyromys aegercii, zeigt ebenfalls in Sandelzhausen eine signifikante Größenzunahme, verbunden mit einem prozentualen Anstieg der Zusatzgrate. Verglichen mit den entsprechenden Exemplaren aus Schönenberg sind beide Formen in Sandelzhausen als evoluierter anzusehen und diese Fundstelle jünger als Schönenberg einzustufen.

Aufgrund der gemeinsamen Faunenelemente (Microdyromys miocaenicus, Miodyromys aegercii und Bransatoglis astaracensis) bietet sich ein Vergleich mit der französischen Fundstelle Sansan an. Während die Arten von Miodyromys und Bransatoglis aufgrund der spärlichen Überlieferung in einer der beiden Fundstellen kaum zu einem Vergleich geeignet sind, können bei Microdyromys miocaenicus (siehe S.332) nur die M_1 herangezogen werden. Sie entsprechen in Sansan durchaus den Dimensionen der Sandelzhausener Exemplare, weisen aber einen bedeutend höheren Anteil von Zusatzgraten auf und sind somit als evoluierter zu betrachten. Damit wäre die Fauna von Sandelzhausen älter als Sansan einzustufen. Es sei nicht verschwiegen, daß diese Auffassung im Gegensatz zu den Ergebnissen von GALL 1972 steht, der die Fauna von Sansan stratigraphisch tiefer als Sandelzhausen einstuft.

3.4 Goldberg (MN 6):

a) Faunenelemente

Miodyromys aegercii	1016 Zähne	84,20 %
Microdyromys miocaenicus	190 Zähne	15,80 %

b) Ökologische Deutung

siehe Kapitel Ökologie

c) Zeitliche Einstufung

Wie bereits im systematischen Teil ausgeführt wurde, sind die M_1 von Microdyromys miocaenicus von Goldberg als höher entwickelt einzustufen als die entsprechenden Exemplare aus Sandelzhausen und entsprechen in ihrer Entwicklungshöhe den M_1 aus Sansan. Aufgrund dieser Tatsache ist die Fauna von Goldberg gemäß der Unterteilung des Miozäns und Pliozäns in Mammal, Units der Einheit MN 6 zuzuordnen. Da jedoch aus geologischen Gründen - Riesereignis - ein zeitlich deutlicher Zusammenhang zwischen Goldberg und Steinheim bestehen muß, wäre auch eine Einstufung zu MN 7 zu erwägen. Die zweite, sehr viel häufigere Form Miodyromys aegercii kann zur zeitlichen Frage nicht beitragen, da sie nach meiner Auffassung aufgrund des Riesereignisses eine spezielle Evolutionsphase darstellt.

Steinberg (MN 6):

a) Faunenelement

Miodyromys aegercii	1385 Zähne	100 %

b) Ökologische Deutung

Das Biom des Steinberges kann wegen der gemeinsamen geo-

logischen Situation und des großen Anteils des Faunenelements Miodyromys aegercii nicht sehr unterschiedlich zu Goldberg gewesen sein. Ob das Fehlen von Microdyromys miocaenicus, der doch eine entsprechende Vegetation voraussetzt, in diesem Zusammenhang als gravierender ökologischer Faktor gewertet werden sollte, kann nur eine Bearbeitung der übrigen Fauna dieser Fundstelle klären.

c) Zeitliche Einstufung

Nach BOLTEN 1977 entstanden die beiden Fundstellen Goldberg und Steinberg als Karstfüllungen nach Beendigung der Travertinsedimentation. Eine zeitliche Übereinstimmung der Genese drückt sich auch in der Entwicklungshöhe der beiden Miodyromys-Populationen aus. Weder in der Größe noch in den Verteilungen der ausgeschiedenen Morphotypen sind signifikante Unterschiede vorhanden. Damit ist für beide Fundstellen gleiches Alter anzunehmen.

3.5 Kleineisenbach (MN 8):

a) Faunenelemente

Miodyromys aegercii	23 Zähne	26,70 %
Microdyromys cf. praemurinus	12 Zähne	14,00 %
Microdyromys miocaenicus	14 Zähne	16,30 %
Paraglirulus diremptus-conjunctus	1 Zähne	1,80 %
Paraglirulus werenfelsi	11 Zähne	12,80 %
Eomuscardinus aff. sansaniensis	14 Zähne	16,30 %
Myoglis meini	11 Zähne	12,80 %

b) Ökologische Deutung

Die Arten der Gattungen Miodyromys, Eomuscardinus und Myoglis, die 55,80 % der Gesamtfauna ausmachen, werden als Bewohner einer offenen Landschaft (Baum- oder Busch-

savanne) aufgefaßt, während die restlichen Arten zu waldgebundenen Formen gerechnet werden.

c) Zeitliche Einstufung

Die Bearbeitung der Gesamtfauna von Kleineisenbach steht noch aus. Die aus dieser Fundstelle überlieferten Eomyidenreste wurden von FAHLBUSCH 1975 als Keramidomys mohleri bestimmt. Diese zum ersten Male aus Anwil bekanntgemachte Form ist neben Keramidomys aff. pertesunatoi ein typischer Bestandteil von Faunen, die zu den Einheiten (etwa MN 7 - 8) gerechnet werden.
Eine weitere Beziehung zur Fauna von Anwil besteht darin, daß alle in Kleineisenbach auftretenden Faunenelemente der Gliriden auch in Anwil vorhanden sind. Da an den in Kleineisenbach gefundenen Arten keine signifikanten Abweichungen in Größe und Zahnmuster festzustellen waren, ist für beide Fundstellen gleiches Alter anzunehmen.

3.6 Giggenhausen (MN 8):

a) Faunenelemente

Miodyromys aegercii	1 Zahn	1,00 %
Myoglis meini	8 Zähne	8,00 %
Eomuscardinus aff. sansaniensis	22 Zähne	22,00 %
Microdyromys miocaenicus	27 Zähne	27,00 %
Paraglirulus werenfelsi	34 Zähne	34,00 %
Paraglirulus conjunctus	8 Zähne	8,00 %

b) Ökologische Deutung

Die Arten der Gattungen Paraglirulus und Microdyromys, die zu den waldgebundenen Formen gerechnet werden, sind zu 69 % vertreten, während die Vertreter des offenen Geländes mit 31 % in der Minderzahl sind.

c) Zeitliche Einstufung

Zur Alterseinstufung dieser Fundstelle leisten Eomyiden, Cricetiden und Gliriden unterschiedlich brauchbare Dienste. FAHLBUSCH 1975 schließt aus der Entwicklungshöhe und den Maßen des Eomyiden Keramidomys aff. pertesunatoi: "Damit zeigt die Giggenhausener Form Entwicklungstendenzen, die sie von Keramidomys carpathicus unterscheiden lassen, die aber noch nicht das Ausmaß erreichen, wie sie für Keramidomys pertesunatoi charakteristisch sind." Mit Leptodontomys aff. catalaunicus erscheint hier eine zweite Form, die nur in den jüngsten Molassefundstellen auftritt, aber in Kleineisenbach fehlt. Weniger brauchbar zur Alterseinstufung sind die Cricetiden (nach FAHLBUSCH 1964), die nur auf ein deutlich jüngeres Alter als Sansan schließen lassen, aber andererseits Gemeinsamkeiten mit der Fundstelle Marktl aufweisen. Bei den Gliriden scheint mir die Zusammensetzung der Fauna entscheidend. Im Gegensatz zu Kleineisenbach nimmt hier der Anteil von Miodyromys stark ab, der der Paraglirulus-Arten dagegen zu. Insgesamt weist aber die Gliridenfauna in allen Elementen noch große Gemeinsamkeiten mit der Fundstelle Anwil auf.

3.7 Marktl (MN 9):

a) Faunenelemente

Paraglirulus werenfelsi	10 Zähne	71,00 %
Paraglirulus conjunctus	27 Zähne	26,30 %
Muscardinus pliocaenicus hispanicus	1 Zahn	2,60 %

b) Ökologische Deutung

Mit Ausnahme des einzigen Zahnes der Gattung Muscardinus, der mehr oder weniger offenes Gelände repräsentiert, besteht der überwiegende Anteil der Gliridenfauna aus waldgebundenen Formen.

c) Zeitliche Einstufung

Sie beruhte auf den sedimentologischen Untersuchungen GRIMM's 1957 in Niederbayern (Unterer Teil der Hangendserie) und der Bearbeitung der Cricetiden und Eomyiden durch FAHLBUSCH 1964, 1975. Die Cricetidenfauna von Marktl weist im Vergleich mit der von Giggenhausen eine deutliche Verarmung auf, doch sind noch drei Arten beiden Fundstellen gemeinsam, ebenso der Eomyide Keramidomys aff. pertesunatoi. Mit dem Auftauchen einer großen Leptodontomysform, mit dem Gleithörnchen Miopetaurista albanensis quiricensis und dem Erstauftreten von Microtocricetus molassicus sind jüngere Elemente vorhanden, die auf ein vallesisches Alter der Fundstelle schließen lassen. Bekräftigt wird diese Annahme durch Muscardinus pliocaenicus hispanicus, bisher nur aus den vallesischen Fundstellen Pedregueras II C und Can Llobateres bekannt. Die quantitative und qualitative Verarmung der Gliriden-, Eomyiden- und Cricetidenfaunen an den jüngsten Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse wird mit einer zunehmenden Bewaldung und damit geschlosseneren Biotopen erklärt, die nicht mehr die Formen- und Individuenfülle aufweisen, wie sie bei den Vertretern der älteren Fundstellen und offeneren Biotopen möglich war.

3.8 Hammerschmiede (MN 9):

a) Faunenelemente

Eliomys reductus	9 Zähne	32,10 %
Eliomys assimilis	8 Zähne	28,60 %
Paraglirulus conjunctus	5 Zähne	17,80 %
Muscardinus pliocaenicus hispanicus	5 Zähne	17,80 %
Myoglis meini	1 Zahn	3,60 %

b) Ökologische Deutung

Bei den Gliriden repräsentieren die Gattungen Eliomys und Paraglirulus mit einem Anteil von 78 % die Bewohner des Waldes, während mit Muscardinus und Myoglis nur verhältnismäßig wenig Vertreter des offeneren Geländes überliefert sind. Dies stimmt mit den bisherigen Faunenbefunden überein (MAYR & FAHLBUSCH, 1975), wonach ein Großteil der entochtonen bzw. parantochtonen Formen an Wald und Wasser gebunden war (Gastropoden, Pisces, Trionychidae, Desmaninae, Castoridae, Miopetaurista) und als typische Savannenform lediglich Listriodon vertreten ist.

c) Zeitliche Einstufung

Zu dem bereits an anderer Stelle (FAHLBUSCH & MAYR, 1975) als Vallesium festgestelltem Alter der Fundstelle sind noch einige Ergänzungen notwendig. Das Auftreten der Arten von Eliomys als bisher unbekannte Faunenelemente im Bereich der Oberen Süßwassermolasse schafft eine Beziehung zu den vallesischen Fundstellen Pedregueras und Can Llobateres in Spanien, in denen erstmals diese Gattung enthalten ist (VAN DE WEERD, 1976). Zusammen mit Muscardinus pliocaenicus hispanicus, Microtocricetus molassicus, Megacricetodon aff. de bruijni und Leptodontomys catalaunicus gilt das vallesische Alter der Fundstelle als gesichert. Durch den Beleg der beiden letzten Formen und Eliomys, die in Marktl fehlen, kann Hammerschmiede jünger als Marktl eingestuft werden.

4. ÖKOLOGIE

Ausgehend von der Ökologie der rezenten Gliriden und dem Bautyp ihres Zahnmusters sollen Rückschlüsse auf die Standorte der fossilen Gattungen der Oberen Süßwassermolasse versucht werden. Mit Hilfe dieser Ergebnisse können aufgrund der Zusammensetzung der jeweiligen Gliridenfaunen ergänzende Aussagen zu Klima und Landschaftsverteilung der Oberen Süßwassermolasse getroffen werden.

4.1 Grundlagen der ökologischen Vergleiche

Voraussetzung für die ökologische Deutung ist zunächst die Annahme, daß Zähne von Gliriden gleichen Bautyps - seien sie fossil oder rezent - einem ähnlichen, wenn nicht gar dem gleichen Biotop zuzuordnen sind. Diese zunächst als oberflächlich erscheinende Beurteilung eines Bautyps wird weitgehend spezifiziert, da möglichst bis ins Detail ähnliche Zahnmuster bevorzugt werden, deren verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Zeitspanne Miozän - rezent aufgrund günstiger Dokumentation sicher erscheint. Diese Voraussetzung ist beispielsweise bei der Abfolge der Gattungen Microdyromys - Paraglirulus - Glirulus verwirklicht. Bei anderen fossilen Gattungen, deren Beziehungen zu rezenten Formen nicht endgültig geklärt sind, bleibt nur ein Vergleich zahnmorphologischer Art mit rezenten Gattungen und Arten ähnlichen Bautyps wie z. B. Miodyromys - Myomimus. Auf Seite 351 soll versucht werden, den fossilen Gattungen aufgrund der verwandtschaftlichen Beziehungen einen dem rezenten Bautyp entsprechenden Biotop zuzuweisen.

Es ist verständlich, daß dieses vorläufige Modell mit einer Reihe von Fehlerquellen behaftet ist, die im großen zeitlichen Abstand, im ursprünglichen Habitat und den ursprüng-

Tab .7

VERSUCH EINES VERGLEICHS REZENTÖKOLOGIE - PALÖKOLOGIE REZENTER UND FOSSILER GLIRIDEN AUFGRUND IHRES ÄHNLICHEN ZAHNBAUES

Fossile Gattungen	Rezente Gattungen	Lebensraum	Klimazone (WALTER, HARNICKELL & MUELER-DOMBOIS 1975)	Klima
Eliomys	Eliomys	Lichte Laubwälder Mischwälder Nadelwälder	IV	mediterran - temperiert - gemäß.
Prodryomys	Dryomys	Waldbiotop	IV, VI, VII	mediterran - Typ.gemäß. - arid gem.
Eomuscardinus Glirudinus Myoglis	Muscardinus	Hecken Lichtes Gelände Brachland auch Wald	IV - VIII	mediterr. - temperiert - gemäß.
Bransatoglis	Glis	Auwaldbewohner auch Laubwald	V - VIII	typisch gemäß. - kalt gemäß.
Microdyromys Paraglirulus Glirulus	Glirulus	Laubwaldbewohner und Nadelwälder	V	Warmtemperiertes Klima (fehlende Winterkälte und hohe Niederschläge im Sommer)
Myomimus Pseudodryomys Miodyromys Peridyromys	Myomimus	Steppen und offene Geröllflächen	VII	semiarides Steppenklima

lichen Biotopen liegen. So erscheinen beispielsweise ausgesprochene Waldformen wie Glis (ohne Kultureinfluß) und Glirulus in fossilen Faunen zusammen, während sie im rezenten Bereich - vermutlich als Reliktformen - unterschiedlichen Klimazonen und Verbreitungsarealen angehören. Auch könnten bei ungesicherten Evolutionsreihen Konvergenzerscheinungen des Zahnmusters auftreten, die zu falschen Schlüssen hinsichtlich der Biotope führen könnten. Zudem ist nicht sicher, welche Bedeutung dem Demotop im Vergleich zum Biotop hinsichtlich der Zahnmusterausbildung zuzumessen ist. Die Ansicht von DE BRUIJN (1967, S. 49 - 50), daß die Habitatverhältnisse der rezenten Gliriden (nur eine Gattung als ausgesprochener Bodenbewohner) nicht den oligozänen oder miozänen Bedingungen entsprechen, ist sicherlich gerechtfertigt.

4.2 Anreicherungsmechanismen bei fossilen Kleinsäugerfaunen

Eine erste Überlegung bei der Analyse von Kleinsäugerfaunen (Gliridenfaunen) gilt der Beurteilung der überlieferten Formen in bezug zum ehemaligen Biotop zum Ablagerungsraum und dessen Umgebung. Ein größerer Wasserlauf - wie er wohl an den meisten Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse anzunehmen war - setzt eine zugehörige Vegetation und die entsprechende Fauna voraus. In den Fällen, in denen die Biotope des Ablagerungsraums und der weiteren Umgebung nicht übereinstimmen, werden bei Großsäugerfaunen Elemente des Ablagerungsraumes und seiner unmittelbaren Umgebung aufgrund des Transportweges und der Akkumulation durch fließendes Wasser überrepräsentiert sein. Daneben erscheinen in untergeordnetem Maße auch Tränkeformen und deren Jäger, die Aussagen über die Biotope des Hinterlandes ermöglichen können.

Für Kleinsäugerfaunen gelten jedoch aufgrund eines zweifachen Transportweges besondere Bedingungen. Als zusammengeschwemmte Reste von Raubvogelgewöllen unterliegen sie zwar sekundär einem Transport durch fließendes Wasser, primär

aber ist deren Zusammensetzung durch den Einzugsbereich (als Beutetiere) der Raubvögel gegeben. Nach rezenten Beobachtungen wird hier ein maximaler Einzugsbereich des Standortes bis zu 30 km angenommen. Diese Entfernung ist sicherlich ebenso groß wie der spätere Sekundärtransport der leicht transportablen Gewölle durch fließendes Wasser. Somit wird ein Einzugsgebiet, das entlang eines größeren Gewässers vorhanden ist, nicht nur mit autochthonen und parautochthonen Formen beliefert, sondern im gleichen Maße mit allochthonen, standortgebundenen Elementen der weiteren Umgebung.

Aufgrund des weiten Einzugsbereiches erscheint mir eine Analyse von Kleinsäugerfaunen nicht nur als Ergänzung zu den durch Großsäugerreste gewonnenen Beobachtungen, sondern spiegelt ein weitaus reelleres ehemaliges Landschaftsbild (Verhältnis von autochthonen und allochthonen Elementen) wider.

4.3 Die Zusammensetzung von Gliridenfaunen als Interpretation der ehemaligen Landschaft mittels rezenter Biotopvergleiche

Aufgrund der Zahnmuster- und Biotopvergleiche mit den rezenten Gliriden der Gattung Myomimus (Bewohner offener Biotope) und Glirulus (waldgebundene Form) werden den fossilen Arten von Myomimus, Miodyromys, Pseudodryomys sowie Glirulus, Paraglirulus und Microdyromys ähnliche Biotope zugeordnet. Anhand der Gattungsverteilung zweier Fundstellen (Sandelzhausen und Goldberg, MN 6 und MN 7), die einen unterschiedlichen Sekundärtransport aufweisen, soll das Verhältnis der Biotope (offene Landschaft zu Waldflächen) für den tieferen Teil der Oberen Süßwassermolasse und den Riesbereich überprüft werden.

andelzhausen:

Eine erste Zusammenfassung der für die allgemeine Ökologie der Fundstelle Sandelzhausen vorliegenden Daten lieferten FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972. Hiernach handelt es sich bei dem "Ablagerungsraum" um eine "feuchte, wiederholt überschwemmte Flußniederungs-Landschaft mit einzelnen, offenen Wasserflächen und mehr oder minder geschlossenen Waldgebieten." Aufgrund der ökologischen Befunde an Gastropoden wurde von GALL 1972 ein umfassendes Bild der Landschaft rekonstruiert, die vom Bereich des Altwassersees über die Auwälder bis hin zu Buschwerk mit mittelfeuchtem bis xerothermem Biotop reichte. Nach SCHMIDT-KITTLER 1971 und HEISSIG 1972 waren auch die Suiden und ein Großteil der Rhinocerotiden an ein feuchtes Biotop gebunden. Hinweis auf offenere Gebiete, etwa Baum- oder Buschsavanne - fehlten.

Nach den üblichen Vorstellungen über Biotopverteilung ohne Berücksichtigung des weiten Einzugsbereiches würde man auch bezüglich der Verteilung der Gliriden ein ähnliches Ergebnis erwarten. Von den vier überlieferten Gattungen sind Microdyromys, Bransatoglis und Prodyromys, die zahlenmäßig nur knapp über ein Viertel der Gesamtfauna ausmachen, Formen, denen als Lebensraum die unmittelbare Umgebung der feuchten Auwälder und des angrenzenden Buschwerks zugeordnet werden darf. Doch fast drei Viertel der Fauna besteht aus Resten der Gattung Miodyromys, die als Vertreter des offeneren Geländes (Baum- oder Buschsavanne) gezählt werden dürfen (siehe S.351). Das Ergebnis steht im Widerspruch zu den aus Großsäugerresten gewonnenen Befunden. Diese Verteilung kann nur mit einem relativ geringen flächenmäßigen Anteil des Auwaldes und seiner unmittelbaren Umgebung im vergleichsweise großen Areal einer Busch- oder Baumsavanne erklärt werden.

Goldberg:

Für den Versuch einer ökologischen Deutung treffen an dieser Fundstelle mehrere günstige Voraussetzungen zusammen. Zunächst ist die geologische bzw. die stratigraphische Situation gut bekannt. Nach BOLTEN 1977 handelt es sich bei dem Ablagerungsraum um einen "exponierten Travertinfelsen, der in obermiozäner Zeit" nach Beendigung der Travertinsedimentation sicherlich ein bevorzugter Fraß- und Jagdplatz für Raubvögel war. Deren Gewölle wurden von Niederschlagswässern rasch in Hohlformen eingeschwemmt." Damit entfällt - im Gegensatz zu den Ablagerungen der Oberen Süßwassermolasse wie etwa Sandelzhausen - ein sekundärer, weiter Transportweg entlang eines großen fließenden Gewässers. Somit können die Bestandteile der Gliridenfauna direkt zu der unmittelbaren Umgebung des Riessees und dem Hinterlande in Beziehung gesetzt werden.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Fundpunkten - seien es Spaltenfüllungen oder Molassefundpunkte - beschränkt sich hier die ungewöhnlich hohe Anzahl der Gliridenreste auf nur zwei Gattungen bzw. Arten. Während circa 85 % der Reste der Gattung Miodyromys aegercii zuzuordnen sind, ist die Art Microdyromys miocaenicus nur mit einem Anteil von 15 % vertreten. Erstere Art wird als Vertreter einer Baum- oder Buschsavanne angesehen, während letztere als Bewohner von Laub- oder Nadelwäldern zu betrachten ist. Es ist anzunehmen, daß Microdyromys unmittelbar an die etwas dichtere und feuchtere Vegetation des Seerandes gebunden war, während Miodyromys als Bewohner der weiteren Umgebung anzusehen ist. Damit sind auch an dieser Fundstelle die Bewohner des offenen Biotops in der Überzahl.

Aus den unterschiedlichen Ablagerungsbedingungen beider Beispiele sind zwei Resultate ersichtlich. Für die endgültige Zusammensetzung der Gliriden an fossilen Fundstellen spielt der primäre Transport eine entscheidende Rolle. Trotz verschiedener Sekundärtransporte treten ähnliche Verteilungsmaxima der Gattungen Miodyromys und Mikrodyromys auf, die auf eine Vorherrschaft der Baum- oder Buschsavanne im tieferen Teil der Oberen Süßwassermolasse hindeuten (siehe auch S.359).

Im höheren Niveau der Oberen Süßwassermolasse (MN 8 - 9) weicht die Gattung Miodyromys den Vertretern der Gattung Paraglirulus. Letztere bestreiten den Hauptanteil der in Arten- und Individuenzahl verarmten Gliridenfaunen. Nach Zahnmuster- und Biotopvergleichen mit rezenten Formen wird für die Gattungen Paraglirulus und Mikrodyromys ein Waldbiotop vermutet.

4.4 Gliridenfaunen als Interpretation der ehemaligen klimatischen Verhältnisse mittels rezenter Biotopvergleiche

Die Biotope der rezenten Gliriden liegen nach Vergleichen mit den Ergebnissen WALTHER, H. & HARNICKELL, E. & MUELER-DOMBOIS, D. 1975 in den Klimazonen IV - VIII, deren Spektrum von mediterranen bis hin zu kalt-gemäßigten Bedingungen reicht. Ein Großteil derselben Gattungen bzw. Arten ist über mehrere Klimazonen hin verbreitet; nur wenige Gattungen wie Glirulus japonicus und Myomimus personatus , die im Bau ihres Zahnmusters den fossilen Gattungen Glirulus, Paraglirulus und Microdyromys bzw. Myomimus, Miodyromys, Pseudodryomys und Peridyromys entsprechen, sind an ganz spezielle Klimazonen gebunden.

Innerhalb der stratigraphischen Abfolge der Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse ist im tieferen Niveau (NM 5 - 7) eine Vorherrschaft der Gattung Miodyromys zu beobachten, die an den jüngeren Fundstellen (NM 7 - 9) durch ein verstärktes Auftreten der Gattungen Microdyromys und Paraglirulus abgelöst wird. Das stark differenzierte Gebißmuster dieser Formen läßt auf unterschiedliche Nahrung schließen. Die weitere Überlegung, daß dieser auffällige Wechsel der Gattungen seine Ursache in einer tiefgreifenden Veränderung der Biotope hat, die auf klimatischen Veränderungen beruhen könnten, liegt nahe.

Die rezente Gattung Glirulus ist nur in den Bergwäldern der südlichen japanischen Inseln (Laub- und Nadelwälder in 400 - 1800 m) anzutreffen. Sie werden zur Klimazone V gerechnet, die durch ein warmtemperiertes Klima mit fast fehlender Winterkälte, hohen Niederschlagsmengen und mit einer mittleren Jahrestemperatur von 14^{o} - 16^{o} definiert ist.

Ein direkter Schluß vom rezenten Biom der Gattung Glirulus auf den der fossilen Gattung und deren sicherer Vorläufer wie etwa Paraglirulus bzw. Mikrodyromys wäre ohne Berücksichtigung der aus den Befunden der Paläobotanik gewonnenen Aussagen rein spekulativ. Für eine klimatische Beurteilung des höheren Bereichs der Oberen Süßwassermolasse sind die Untersuchungen von JUNG 1963 von großem Interesse. Sie beruhen auf den Blatt- und Fruchtresten aus Massenhausen. Diese Fundstelle entspricht in etwa dem stratigraphischen Bereich MN 8 - 9, in dem Paraglirulus die größte zahlenmäßige Überlegenheit innerhalb der Gliridenfaunen aufweist.
Der Pflanzenvergesellschaftung nach ist die Fundstelle Massenhausen eine Ulmus-Liquidambar-Gemeinschaft. "Es überwiegen Reste von Laubgehölzarten eines feuchten, flußbegleitenden Auwaldes. Zahlenmäßig folgen dann Blätter von Angehöri-

gen eines verhältnismäßig trockenen Laubmischwaldes. Spuren von Pflanzen ausgesprochen trockener Standorte fanden sich nur in Gestalt einer einzigen Flugfrucht. Das Klima war vermutlich warm-gemäßigt mit hohen, gleichmäßig über das Jahr verteilten Niederschlägen (= "Virginia-Klima"), keinesfalls subtropisch."

Damit ergibt sich hinsichtlich der klimatischen Aussagen der rezenten und fossilen Biome eine weitgehende Übereinstimmung, die auch an identische Biotope denken läßt. Somit wären die fossilen Gattungen Glirulus, Paraglirulus und Microdyromys als Waldformen anzusehen.
Die Aussagen zur zweiten entscheidenden Gattung Myomimus, der im Zahnmusterbau der fossile Miodyromys entspricht, sind folgende:
Die rezenten Vertreter der Gattung Myomimus sind aus den Gebieten östlich des Kaspischen Meeres, aus Innerasien und von der bulgarischen Schwarzmeerküste bekannt. Bei den bisher bekannten Arten handelt es sich um nicht arboricole Formen, die einen offenen Biotop (Steppe) bevorzugen (STORCH 1978). An allen Vorkommen sind sie an die Klimazone VII gebunden. Diese beinhaltet ein gemäßigt-arides Steppenklima mit langer Trockenzeit und geringer Dürre, einer mittleren Jahrestemperatur von 11^{o} - 15^{o} und einer Niederschlagsmenge bis zu maximal 400 mm.

Den stratigraphischen Einheiten MN 5 - 7 mit der zahlenmäßigen Überlegenheit von Miodyromys entspricht die zeitliche Einstufung der Fundstellen Reisensburg und Wemding, die beide als Daphnogene-Podogonium-Vergesellschaftung anzusprechen sind. Erstere Fauna weist einen hohen Anteil von paläotropischen Elementen auf, die auf ein warmes Klima schließen lassen (JUNG 1968, S. 51). Die zweite Fundstelle Wemding liefert nach paläobotanischen Befunden ausreichende Informa-

Verteilung der Wald- und Savannenelemente der Gliriden an miozänen Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse einschließlich Goldberg und Steinberg (Ries), mit einem Vergleich paläoklimatischer Bedingungen auf Grund typischer Gliriden- und Pflanzen

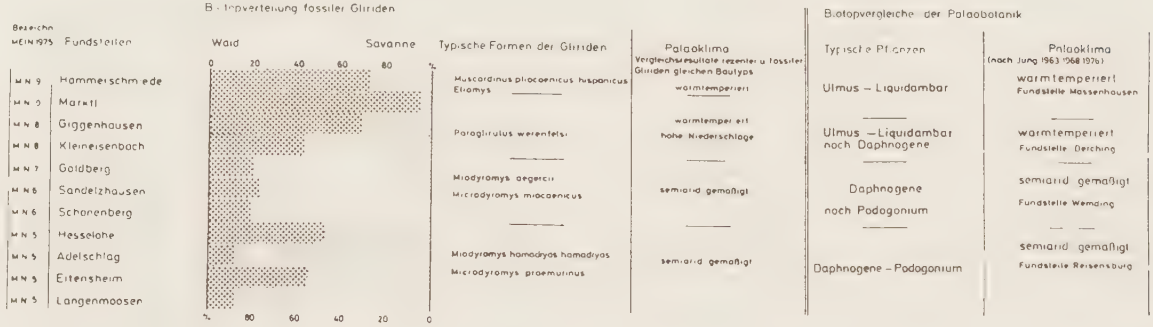


Diagramm 44

tionen, wonach "inmitten einer Macchien-ähnlichen Vegetation - kleinblättriges Gestrüpp wechselt ab mit schütteren Beständen von Kiefern und baumlosen Steppenflächen - der Riessee eingebettet lag." (BOLTEN & GALL & JUNG 1976). Dies entspricht einem semiariden bis ariden Klima, vom Typ des heutigen Mittelmeerraumes.
Da auch hier aufgrund der klimatischen Bedingungen die fossilen und rezenten Biome übereinstimmen, werden die fossilen Gattungen Miodyromys, Pseudodryomys und Peridyromys als Bewohner des offeneren Geländes angesehen.

Zusammenfassung:

Aufgrund der übereinstimmenden rezent- und paläoklimatischen Befunde aus botanischer und zoologischer Sicht sowie des Zahnmustervergleichs der rezenten und fossilen Gliriden ist anzunehmen, daß die unterschiedliche stratigraphische Verteilung der Gattungen Miodyromys und Paraglirulus an den Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse auf einen Wechsel der klimatischen Verhältnisse zurückzuführen ist. Diese klimatische Veränderung äußert sich in einer Vorherrschaft offener Biotope (Baum- oder Buschsavanne) an den älteren Fundstellen, während an den jüngeren Laub-Mischwälder den überwiegenden Teil der Landschaft bildeten. Die Annahme eines klimatischen Wechsels aufgrund der veränderten Faunenzusammensetzung ist zwar für den Zeitabschnitt der Oberen Süßwassermolasse neu. So wurde bereits von THENIUS 1955 im Areal des Wiener Beckens für den Zeitraum Sarmat - Unterpliozän ein Wechsel von Steppen- zu Waldfaunen festgestellt.

Im Zusammenhang mit den ursprünglichen Biotopen der miozänen Gliriden ergibt sich gleichzeitig die Frage nach den unterschiedlichen Individuenzahlen. Aufgrund der zahlenmäßigen Überlegenheit der Gattung Miodyromys in den jeweiligen

Faunen und der geringeren Anteile der übrigen Gattungen (Bransatoglis, Eomuscardinus, Microdyromys) sowie den zu Beginn des Pliozäns verarmenden Gliridenfaunen (auch Fehlen der als Steppenformen angesehenen Gattungen) könnte nach rezenten Verhältnissen auf entsprechende Verteilung von Individuen geschlossen werden. Somit würden Steppenfaunen größere Individuenzahlen als Waldfaunen aufweisen, dementsprechend wären Elemente der Steppe in Kleinsäugerfaunen überrepräsentiert. Es bleibt zu überlegen, mit welchen Methoden diese Dokumentation bei einer Faunenbearbeitung auf ein reales Maß (reelle Flächenverteilung von Wald zu Steppe) reduziert werden kann.

5. ZUSAMMENFASSUNG

In vorliegender Arbeit werden neue und bereits bekannte Gliriden des Miozäns und Unterpliozäns (MN 1 - 9) untersucht und aufgrund zahnmorphologischer Beobachtungen entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge dargestellt. Das Material entstammt acht süddeutschen Spaltenfüllungen (MN 1-5) und zehn Lokalitäten der Oberen Süßwassermolasse (MN 5 - 9). Es umfaßt<3000 Zähne und verteilt sich auf 11 Gattungen und 25 Arten, davon wird eine Gattung (Prodryomys) neu beschrieben und bereits bestehende um neun Arten erweitert. Es sind dies:
Prodryomys satus; die Arten Glis apertus, Myoglis antecedens, Glirudinus undosus, Miodyromys hamadryas biradiculus, Paraglirulus diremptus, Eliomys assimilis, Eliomys reductus, Miodyromys vagus und Paraglirulus conjunctus.
Die fünf erstgenannten Arten stammen aus Spaltenfüllungen, die restlichen aus Fundstellen der Oberen Süßwassermolasse. Beiden Arealen gemeinsam sind nur die Arten Microdyromys praemurinus und Pseudodryomys simplicidens.

Glis: Die neu beschriebene Art apertus aus Weißenburg 6 (MN 1) ist der älteste Vertreter dieser Gattung. Aufgrund der wenigen Belege von Glis truyolsi DAAMS aus Cetina de Aragon und Glis major DE BRUIJN & RÜMKE aus Oschiri sind stammesgeschichtliche Beziehungen noch fraglich.

Bransatoglis: Innerhalb der zeitlichen Abfolge der Arten concavidens aus den französischen Fundorten Coderet, Paulhiac und La Chaux, der Art spectabilis aus Wintershof-West und astaracensis aus Molassefundpunkten (MN 5 - 6) sind morphologische Gemeinsamkeiten vorhanden, die auf eine direkte Entwicklungslinie hinweisen.

Myoglis: Aus der Spaltenfüllung Erkertshofen (MN 5) wird die neue Art antecedens beschrieben. Sie darf als direkter Vorläufer von Myoglis meini angesehen werden, der nur an den Molassefundstellen in Kleineisenbach (MN 8) und Hammerschmiede (MN 9) vertreten ist. Der Übergang der beiden Arten ist mit einer Komplizierung des Zahnmusters und einer Größenzunahme verbunden.

Glirudinus: Die Neubearbeitung der Formen modestus und gracilis aus Bissingen und Wintershof-West führte zur Abtrennung der neuen Art undosus aus Schnaitheim und Erkertshofen (MN 4), die zwar in allen süddeutschen Molassefundstellen fehlt, aber als Reliktform in Sansan und Anwil erhalten ist. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen aller vier Arten der Gattung (Glirudinus glirulus mit eingeschlossen) werden geklärt. Größen- und Zahnmusterschwankungen innerhalb der zeitlichen Abfolge der Spaltenfüllungen werden auf den Einfluß ökologischer Faktoren zurückgeführt.

Eomuscardinus: Vertreter der Art sansaniensis sind nur aus zwei älteren Molassefundpunkten bekannt. Durch Gratreduktion geht daraus Eomuscardinus aff. sansaniensis hervor, erstmals an den jüngeren Molassefundstellen (MN 7 - 8) vertreten. Vorläufer der Art sansaniensis sind aufgrund des Zahnmusters im Formenkreis um Glirudinus modestus zu suchen.

Muscardinus: Die aus Eomuscardinus aff. sansaniensis durch weitere Gratreduktion entstandene Art Muscardinus pliocaenicus hispanicus taucht erstmals an den unterpliozänen Molassefundstellen Marktl und Hammerschmiede (MN 9) auf und erweist sich im Vergleich mit spanischen Fundstellen als ein wichtiges überregionales stratigraphisches Element.

Pseudodryomys: Die aus Spanien und Portugal beschriebenen Arten simplicidens und ibericus konnten - wenn auch in geringerem Umfang - im süddeutschen Bereich festgestellt werden. Die Konstanz der Gratmuster jeder der beiden Arten erlaubt keine Bestätigung der DE BRUIJN'schen Reduktionstheorie (ibericus zu simplicidens). Auch kommt eine weite Fassung der Arten, wie sie DAAMS 1976 aufgrund von Morphotypen der spanischen Fundstellen vorschlägt, für den süddeutschen Bereich nicht in Frage.

Miodyromys: Die Etablierung zweier Unterarten (M. hamdryas biradiculus und M. hamadryas hamadryas) sowie die Erweiterung der Artdiagnose von aegercii erbrachten eine Neufassung der Gattungsdiagnose. Aufgrund ihres zeitlich unterschiedlichen Auftretens und gemeinsamer morphologischer Merkmale wird eine sukzessive Entwicklung der beiden Unterarten aus einem Formenkreis um Myomimus murinus (POMEL) angenommen, die Art aegercii zeigt in zeitlicher Abfolge der Fundstellen zwar eine Zu- und Abnahme von Zusatzgraten, jedoch eine kontinuierliche Größenzunahme.

Eliomys: Die neuen Arten assimilis und reductus aus Hammerschmiede (MN 9) erscheinen an den unterpliozänen Fundstellen ebenso unvermittelt wie an den entsprechenden Lokalitäten Spaniens. Dieses läßt im Zusammenhang mit den ökologischen Befunden auf eine Einwanderung im Zuge einer zunehmenden Bewaldung schließen.

Paraglirulus: Die Art werenfelsi erscheint nur in den Molassefundstellen (MN 6 - 9), gleichzeitig mit der neuen, kleineren Art conjunctus, die in direkter Linie aus der ebenfalls neuen Art diremptus (Erkertshofen MN 4) abzuleiten ist. Letztere entstammt aufgrund morphologischer Gemeinsamkeiten einem Formenkreis um Microdyromys praemurinus. Die Abspal-

tung der Art diremptus erfolgte zu einem früheren Zeitpunkt als der Übergang der Art M. praemurinus zu M. miocaenicus.

Microdyromys: Die Umwandlung der Art praemurinus zu miocaenicus ist fließend, eine Übergangsfauna (Schönenberg MN 6) ist vorhanden. Eine erste miocaenicus-Population ist in Sandelzhausen zu beobachten.

An der Mehrzahl der Entwicklungslinien - seien es innerartliche Entwicklungsphasen oder eine direkte Abfolge von verwandten Arten - ist eine Größenzunahme, verbunden mit einer Komplizierung des Zahnmusters, die Regel. Weniger häufig sind in Zahnmuster und Größe über längere Zeit stagnierende Entwicklungslinien, noch seltener Reduktionen des Zahnmusters (Abfolge Eomuscardinus - Muscardinus) oder eine Komplizierung und anschließende Reduktion des Zahnmusters bei ansteigender Größe (Miodyromys aegercii). Der getrennten Bearbeitung der beiden ersten oberen Molaren ist es zu verdanken, daß sowohl eine signifikante Divergenzentwicklung der Größe (M^1_1 zu M^2_2) in zeitlicher Abfolge der Fundstellen festzustellen war (Microdyromys praemurinus zu miocaenicus) als auch eine unterschiedlich schnelle Komplizierung der M^1_1 im Verhältnis zu den M^2_2 (Miodyromys aegercii).

Für stratigraphische Aussagen ist sowohl die Entwicklungshöhe der einzelnen Arten, deren Erstauftreten sowie die prozentuale Zusammensetzung der Faunenelemente entscheidend. In der Abfolge der Spaltenfüllungen (MN 1 - 4) ist dabei die Kombination der Elemente Glirudinus modestus, gracilis und undosus sowie deren artliche Entwicklungshöhe von Bedeutung. Myoglis antecedens und Paraglirulus diremptus ergänzen die Möglichkeiten der stratigraphischen Einstufung. Der in der Zeiteinheit MN 5 - MN 6 erfolgte Übergang von Microdyromys praemurinus zu M. miocaenicus ist neben dem zeitlich unter-

schiedlichen Auftreten der Unterarten Miodyromys hamadryas biradiculus und hamadryas hamadryas eine weitere Entscheidungshilfe. Mit dem gemeinsamen Auftreten von M. aegercii und hamadryas hamadryas in MN 6, der Verbreitung der Art Paraglirulus werenfelsi (MN 6 - 9) und der Entwicklungshöhe von Eomuscardinus sind weitere Marken zur stratigraphischen Gliederung der Molassefundstellen möglich. Die weitaus deutlichste Grenze (MN 9) ist mit dem Erstauftreten der Arten von Eliomys, Muscardinus pliocaenicus hispanicus und Parglirulus conjunctus gegeben.

Damit erscheinen Gliriden für stratigraphische Zwecke durchaus brauchbar, wenn auch die zeitliche Einstufung der Fundstellen stets zusammen mit anderen Kleinsäugern (Eomyiden und Cricetiden) erfolgen sollte.

Die Größen- und Zahnmusterschwankungen von Glirudinus modestus, gracilis und undosus in der zeitlichen Abfolge der Spaltenfüllungen werden als Reaktion auf verschlechterte Lebensbedingungen - Konkurrenzdruck verwandter Arten, klimatische Einflüsse oder eine Kombination beider Faktoren - gedeutet.

Entsprechend den Beziehungen Gebißmuster zu Biotop rezenter Gliriden wurde bei fossilen Faunenelementen auf entsprechende Biotope geschlossen. In der zeitlichen Abfolge der Molassefaunen (MN 5 - 9) äußert sich dies nicht nur in einem abnehmenden Anteil von Savannenformen und einem zunehmenden Anteil von Waldformen, sondern in einer Verarmung der Gliridenfaunen, da der Anteil der arten- und individuenreichen Savannenformen sich mehr und mehr vermindert. Die Ursache dieser Veränderung gründet sich nach paläobotanischen Befunden auf einen Klimawechsel an der Wende Miozän-Pliozän (MN 8 / MN 9).

LITERATURVERZEICHNIS

AGUILAR, J.-P. (1974): Les Rongeurs du miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélation entre échelles stratigraphiques marine et continental. - Geobios, 7 (4): 345 - 398, 30 Fig., 11 Tabl.; Lyon.

AGUILAR, J.-P. (1977): Les gisementes continentaux de Plaissan et de la Nouvelle Faculté de Médecine (Herault) leur position stratigraphique. - Geobios, 1 0 (1): 81 - 101, 6 Fig., 2 Tabl.; Lyon.

AGUIRRE, E. & ALBERDI, M.T. (1977): Round-Table on masto-stratigraphy of the W. Mediterranean Neogene. - Trab. Neogene-Cuaternario, 7; 1 - 47, 3 Taf.; Madrid.

ANTUNES, M.T. & MEIN, P. (1971): Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. IX. Rongeurs et Insectivores (Burdigalien inférieur et Helvetien inférieur). - Sep. Rev. Fac. Cienc. Lisboa, 1 6 (2): 327 - 349, 1 Fig., 4 Taf.; Lissabon.

ANTUNES, M.T. & MEIN, P. (1977): Contributions à la paléontologie du Miocène moyen continental du bassin du Tage. III. Mammifères-Póvoa de Santarêm, pero filho et Chões (Sekorio) conclusions générales. - Ciencias da Terra (UNL) 3 : 143 - 165, 3 Pl., 46 Fig.; Lisboa.

BACHMAYR, F. & WILSON, R.W. (1970): Die Fauna der altpliozänen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). - Ann. Naturhist. Mus. Wien, 7 4 : 533 - 587, 13 Taf.; Wien.

BAUMANN, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. - 492 S., 496 Abb.; Bern (Huber).

BAUDELOT, S. (1965): Complément à l'etude de la faune des Rongeurs de Sansan: les Gliridés. - Bull. Soc. geol. France, (7) 7 (5) : 758 - 764, 2 Fig.; Paris.

BAUDELOT, S. (1969): Sur une faune de petits Mammifères récoltés dans le Miocène de la Romieu (Gers). - C. R. somm. seanc. soc. Geol. France, 6 : S. 224; Toulouse.

BAUDELOT, S. (1972):Etude des Chiroptères Insectivores et Rongeurs du miocène de Sansan (Gers). - Thèse: 1 - 363, 89 Fig., 29 Tabl., 16 Taf.; Toulouse.

BAUDELOT, S. & DE BONIS, L. (1966): Nouveaux Gliridés (Rodentia) de l'Aquitanien du bassin d'Aquitaine. - C. R. somm. Soc. geol. France, 9 : 341 - 343, 3 Fig.; Paris.

BAUDELOT, S. & DE BONIS, L. (1968): Contribution à l'étude des Rongeurs de l'Aquitanien moyen et supérieur de L'Agenais. - Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 104 (1 - 2) : 160 - 164, 1 Fig.; Toulouse.

BOLTEN, R. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. - Diss. 228 S., 3 Tab., 6 Taf.; München.

BOLTEN, R. & GALL, H. (1978): Der Wallersteiner Felsen - ein geologisches Phänomen. - Nordschwaben, 1978 (1), 18 - 21, 2 Abb.; Aalen.

BOLTEN, R. & GALL, H. & JUNG,W. (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). Ein Beitrag zur Charakterisierung des Riessee-Biotops. - Geol. Bl. NO-Bayern, 26 : 75 - 94; Erlangen.

BONIS, L. DE (1973): Contribution a l'étude des mammifères de L'Aquitanien de L'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles. - Mém. Mus. Nation. Hist. Natur., N. S., C 2 7 : 1 - 192, 50 Fig., 14 Taf.; Paris.

BRUIJN, H. DE (1974): Remarks an DAAM'S biometrical study of Pseudodryomys teeth from early and middle miocene deposits in Spain. - Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 7 (3) : 241 - 245; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE (1967): Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, Espana) y su relaciòn con la bioestratigrafía del àrea. - Bol. Inst. Geol. Min. Espana, 7 7 : 197 - 365, 11 Taf., 18 Fig.; Madrid.

BRUIJN, H. DE (1966a): Some new miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Calatayud area (Prov. Zaragoza, Spain), I. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 6 9 (1) : 1 - 21, 1 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE (1966b): Some new Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Calatayud area (Province, Zaragoza, Spain). - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 6 9 (1) : 58 - 78, 1 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE (1966c): On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-teruel basin (Prov. Zaragoza, Spain). - II a. The Gliridae (Rodentia). - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 6 9 (3) : 380 - 387; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE (1966d): On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel Basin (Prov. Zaragoza). II b. The Gliridae (Rodentia). - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 6 9 (3) : 380 - 387; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE & MEURS, A.P.H. VAN (1967): A biometrical study of the third praemolar of lagopsis and Prolagus (Ochotonidae, lagomorpha, Mammalia) from the neogen of the Calatayud-Teruel basin. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 0 (2) : 113 - 143, 13 Fig.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE & DAWSON, M. & MEIN, P. (1970): Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the isle of Rhodes (Greece). I - III. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 0 (5) : 535 - 584, 5 Abb., 11 Taf.; Amsterdam - London.

BRUIJN, H. DE & MEIN, P. & MONTENAT, C. & WEERD, A. VAN DE (1975): Correlations entre les gisements de rongeurs et les formations marines du Miocene terminal d'Espagne meridionale I. (Provinces D'Alicante et de Murcia). - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 8 (4) : 1 - 32, 6 Fig., 16 Tab. ; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE & MEULENKAMP, J.E. (1972): Late miocene rodents from the Pandanassa formation (Prov. Rethymnon), Crete, Greece. - Proc. koninkl.Nederl. Akad. Wet., B 7 5 (1) : 1 Abb., 1 Taf.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE & RÜMKE, C.G. (1974): On a peculiar mammalian association from the miocene of Oschiri (Sardinia). - I - II. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. B 7 7 (1), 7 Abb., 6 Taf.; Amsterdam.

BRUIJN, H. DE & MOLTZER, J.G. (1974): The Rodents from Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different biotopes in the early Miocene of Eastern Spain. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 7 (2) : 129 - 145, 3 Abb., 3 Taf.; Amsterdam - London.

CICHA, I. & FAHLBUSCH, V. & FEJFAR, O. (1972): Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. - N. Jb. Paläont., Abh. 1 4 0 (2) : 129 - 145, 2 Tab.; Stuttgart.

CTYROKY, P. & FEJFAR, O. & HOLY, F. (1964): Neue paläontologische Funde im Untermiozän des nordböhmischen Braunkohlebeckens. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 1 1 9 (2) : 134 - 156, 11 Abb., 6 Tab., 2 Beil.; Stuttgart.

DAAMS, R. & FREUDENTHAL, M. & VAN DE WEERD, A. (1977): Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. - Newsl. Stratigr., 6 (1) : 42 - 55, 5 Fig.; Berlin - Stuttgart.

DAAMS, R. (1974): Pseudodryomys (Gliridae, Rodentia, Mammalia) from early and middle Miocene deposits in Spain.-Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 7 (3) : 201 - 240, 14 Taf., 19 Fig.; Amsterdam.

DAAMS, R. (1976): Miocene Rodents (Mammalia) from Cetina de Aragon (Prov. Zaragoza) and Bunol (Prov. Valencia), Spain. - Proc. koninkl. Nederl. Akad. Wet., B 7 9 (3) : 152 - 182, 5 Taf., 16 Fig.; Amsterdam - Oxford - New York.

DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. - Abh. bayer. Akad. Wiss., N. F., 2 9 : 1 - 82, 10 Abb., 5 Taf.; München.

DEHM, R. (1939): Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. - Zbl. Miner. Geol. Paläont. B, 1939 (4) : 113 - 124, 4 Abb.; Stuttgart.

DEHM, R. (1950): Die Nagetiere aus dem Mittel-Miozän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. - N. Jb. Miner. Geol. Paläont., Abh., B 9 1 : 321 - 428, 136 Abb., 6 Tab.; Stuttgart.

DEHM, R. (1951): Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1951 (5) : 140 - 152, 3 Abb.; Stuttgart.

DEHM, R. (1952): Über den Fossilinhalt von Aufarbeitungsanlagen im tieferen Ober-Miocän Südbayerns. - Geologica Bavarica, 1 4 : 86 - 90; München.

DEHM, R. (1955): Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. - In: Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte der Süddeutschen Molasse 1 : 300 000 : 81 - 88, München (Bayer. geol. L.-Amt).

DEHM, R. (1957): Fossilführung und Altersbestimmung der Oberen Süßwasser-Molasse auf Blatt Augsburg. - In Schaefer, J.: Erläuterungen zur Geologischen Karte von Augsburg und Umgebung 1 : 50 000 : 34 - 39, 4 Abb., 2 Beil.; München (Bayer. geol. L.-Amt).

DEHM, R. (1960): Zur Frage der Gleichaltrigkeit bei fossilen Säugerfaunen. - Geol. Rdsch., 4 9 (1), S. 36 - 40, 2 Fig.; Stuttgart.

DEHM, R. (1961): Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des Süddeutschen Jura- und Muschelkalkgebietes. - Mitt. bayer. Staatssig. Paläont. hist. Geol., 1 : 27 - 56, 5 Abb., 2 Taf.; München.

DEHM, R. & GALL, H. & HÖFLING, R. & JUNG, W. & MALZ, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. - Geologice Bavarica, 7 5 : 91 - 109, 1 Tab., 1 Beil.; München.

DOBEN-FLORIN, U. (1964): Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F., 1 1 7 : 1 - 82, 11 Abb., 7 Taf.; München.

ELLERMAN, J.R. (1940): The families and genera of living Rodents. Vol. I, Rodents other than Muridae. - 1 - 689, 189 Abb.; London (Wheldon & Wesley-Cramer). - Reprint 1966.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). - Tätigkeitsb. Naturf. Ges. Baselland, 2 8 : 37 - 363, 134 Abb., 6 Taf.; Liestal.

ENGESSER, B. (1976): Tyrrhenoglis majori, ein neuer fossiler Gliride (Rodentia, Mammalia) aus Sardinien. - Eclogae Geol. Helv., 6 9 (3) : 783 - 793, 2 Fig., 2 Taf.; Basel.

FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F., 1 1 8 : 136 S., 67 Abb., 7 Taf.; München.

FAHLBUSCH, V. (1966): Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiozänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 6 : 109 - 131, 6 Abb., 1 Taf.; München.

FAHLBUSCH, V. (1968): Neue Eomyidae (Rodentia, Mamm.) aus einer aquitanen Spaltenfüllung von Weißenburg in Bayern. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 8 : 219 - 245, 9 Abb., 3 Taf.; München.

FAHLBUSCH, V. (1970a): Phylogenie und Stratigraphische Bedeutung der miozänen Cricetiden (Mamm., Rodentia) Südbayerns. - Giorn. Geol., 3 5 (1), 153 - 159; Bologna.

FAHLBUSCH, V. (1970b): Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F., 1 4 5 : 1 - 136, 42 Abb., 11 Taf.; München.

FAHLBUSCH, V. (1975): Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 1 5 : 63 - 90, 11 Abb.; München.

FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1972):
Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt - Probleme der Genese und Ökologie. - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 6 : 331 - 343, 1 Abb.; Stuttgart.

FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1974):
Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 10. Die Grabungen 1970 - 73. Beiträge zur Sedimentologie und Fauna. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 1 4 : 103 - 128, 4 Abb.; München 1974.

FAHLBUSCH, V. & MAYR, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. - Paläont. Z., 4 9 (1/2) : 78 - 93, 13 Abb.; Stuttgart.

FORSYTH MAJOR, C.I. (1899): On fossil Dormice. - Geolog. Magaz., N. S., (4) 6 : 492 - 501; London (Dulau & Co).

FREUDENBERG, H. (1941): Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. - Paleontographica, A 92 : 99 - 164, 70 Abb., Taf. XII - XV; Stuttgart.

FREUDENTHAL, M. (1963): Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. - Beaufortia Nederl., 1 0 (119) : 51 - 157, 38 Fig., 1 Taf.; Wageningen.

GALL, H. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 4. Die Molluskenfauna (Lamellibranchiata, Gastropoda) und ihre stratigraphische und ökologische Bedeutung. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 1 2 : 3 - 32, 3 Abb., 1 Tab.; München.

HARTENBERGER, J.-L. (1966): Les Rongeurs du Vallesien (Miocene superieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. - Bull. Soc. geol. France, 8 (7) : 596 - 604, 4 Fig., 2 Tabl.; Paris.

HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. - Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., N. F., 138 : 34 Abb., 24 Tab., 5 Taf.; München.

HELLER, F. (1936): Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. - N. Jb. Min. Geol. Paläont., Abt. Beil.-Bd., 7 6 : 99 - 158, 4 Textabb., Taf. VII - XI, 3 Beil.; Stuttgart.

HUGUENEY, M. (1967): Les Glirides (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). - C. R. Soc. Géol. France, 1967 (3) : S. 91, 1 Fig.; Paris.

HUGUENEY, M. (1968): Les Glirides (Rodentia) de l'Oligocene superieur de St. Victor-la-Coste (Gard). - Palaeovertebrata, 2 (1) : 1 - 16, 3 Taf.; Montpellier.

HUGUENEY, M. (1969): Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocene Superieur de Coderet-Bransat (Allier). - These Univ. Lyon: 1 - 227, 116 Fig., 5 Taf.; Lyon.

HUGUENEY, M. & MEIN, P. (1965): Lagomorphes et rongeurs du neogene de Lissieu. - Trav. lab. Geol. Fac. Sc. Lyon. N. S., 1 2 : 109 - 123, 3 Taf.; Lyon.

JUNG, W. (1963): Blatt- und Fruchtreste aus der Oberen Süßwassermolasse von Massenhausen, Kreis Freising (Oberbayern). - Paleontographica, 1 2 B, 166 S., 2 Abb., 8 Tab., 5 Taf., 1 Beil.; Stuttgart.

JUNG, W. (1965): Pflanzenreste aus dem Jungtertiär Nieder- und Oberbayerns und deren lokalstratigraphische Bedeutung. - Jber. naturw. Ver. Landshut, 2 5 : 43 - 71, 8 Taf.; Landshut.

KAHMANN, H. & FRISCH, O. von (1950): Zur Ökologie der Haselmaus (Muscardinus avellanarius) in den Alpen. - Zool. Jb., Abt. Syst., 7 8 (5/6) : 531 - 545, 7 Textabb.; Jena.

KOWALSKI, K. (1967): Rodents from the Miocene of Opole. - Acta Zool. Cracoviensia, 1 2 (1) : 1 - 18, 17 Abb., 7 Taf.; Krakow.

KOWALSKI, K. (1960): Cricetidae and Microtidae (Rodentia) from the Pliocene of Weze (Poland). - Acta Zool. Cracoviensia, 5 (11) : 447 - 488, 10 Abb., 8 Taf.; Krakau.

KRETZOI, M. (1943): Ein neuer Muscardinide aus dem ungarischen Miozän. - Föld. Közlöny, 7 3 : 271 - 273, 1 Fig.; Budapest.

LANG, H.D. & RABIEN, A. & STRUVE, W. & WIEGEL, E. (1976): Richtlinien für die Verfasser geowissenschaftlicher Veröffentlichungen. - 36 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. - 602 S., 170 Abb., 25 Tab.; Jena.

LAVOCAT, R. (1961): Le gisement des Vertebres miocenes de Beni-Mellal (Maroc). Etude systematique de la faune de Mammiferes. - Notes Serv. Geol. Maroc, 1 5 5 : 29 - 94, 25 Abb., 12 Taf.; Paris.

MARSAL, D. (1967): Statistische Methoden für Erdwissenschaftler. - 152 S., 40 Fig., 7 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).

MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - 617 S., 65 Abb., 42 Tab.; Hamburg und Berlin (Parey).

MAYR, H. & FAHLBUSCH, V.: Eine unterpliozäne Kleinsäugerfauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. - Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 1 5 : 91 - 111, 4 Taf.; München.

MEIN, P. (1958): Les mammifères de la fauna sidérolithique de Vieux-Collonges. - Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 5 : 122 S., 170 Fig.; Lyon.

MEIN, P. & MICHAUX, J. (1970): Un nouveau stade dans l'evolution des Rongeurs pliocenes de l'Europe sud-occidentale. - C. R. Akad. Sci. Paris, 2 7 0 : 2780 - 2783, 2 Taf., 1 Tabl.; Paris.

MEYER, B. L. (1956): Mikrofloristische Untersuchungen an jungtertiären Braunkohlen im östlichen Bayern. - Geologica Bavarica, 2 5 : 100 - 128, 5 Taf., 2 Diagr., 2 Beil.; München.

MOHR, E. (1938): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands. - 112 S., 109 Abb.; Jena (Fischer).

MÜLLER, A. (1967): Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-natur. Kl., N. F., 1 2 9 : 93 S., 19 Abb., 42 Tab., 3 Taf.; München.

R.C.M.N.S. (1975): Report on activity of the R.C.M.N.S. working groups (1971 - 1975). - 154 S.; Bratislava 1975.

RENSCH, B. (1947): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. - 407 S., 102 Abb.; Stuttgart (Enke).

REUVENS, C.L. (1890): Die Myoxidae oder Schläfer. Ein Beitrag zur Osteologie und Systematik der Nagetiere. - Inaugural-Diss. : 80 S., 4 Taf.; Leiden.

ROSSOLIMO, O.L. (1976): Myomimus setzeri (Mammalia, Maoxidae), a new species of mouse-like dormouse from Iran.- Vestnik Zoologii, 4 : 51 - 53, 1 Fig.; Kiew.

ROSSOLIMO, O.L. (1976): Taxonomic status of the mouse-like dormouse Myomimus (Mammalia, Myoxidae) from Bulgaria. - Zool. J., 5 5 (10) : 1515 - 1525, 3 Fig., 2 Tab.; Moscow.

SCHALK, K. (1957): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. - Geologica Bavarica, 3 1 : 1 - 107, 80 Abb., 3 Taf.; 1 GK 25 : München.

SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. - Paleontographica 3 1 : 19 - 162, Taf. V - XII; Kassel.

SCHLOSSER, M. (1885): Nachträge und Berichtigungen zu: Die Nager des europäischen Tertiärs. - Paleontographica 3 1 : 323 - 330; Kassel.

SCHMIDT-KITTLER, N. (1971): Odontologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. - Abh. bayer. Akad.Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F., 1 5 0 : 1 - 124, 48 Abb., 8 Tab., 2 Taf.; München.

SELMEIR, A. (1958): Die Kieselhölzer des bayerischen Miozäns. - Jber. naturw. Ver. Landshut, 2 3 : 73 S., 11 Taf., 1 Kt.; Landshut.

STEHLIN, H.G. (1934): Über das Milchgebiß der europäischen Schlafmäuse. - Verh. Naturf. Ges. Basel, XVL: 98 - 108, 8 Fig.; Basel.

STEHLIN, H. & SCHAUB, S. (1950): Die Trigonodontie der simplicidenten Nager. - Schweiz. Paläont. Abh., 6 7 : 385 S., 620 Abb.; Basel.

STORCH, G. (1978): Gliridae. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F.: Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Nagetiere 1. 476 S., 85 Abb.; Wiesbaden.

STROMER, E. (1928): Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt., 3 2 (1) : 71 S., 3 Abb.; München.

STROMER, E. (1940): Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweiß-Sandes von München. Nachträge und Berichtigungen. - Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt., N. F., 4 8 : 102 S., 3 Abb., 3 Taf.; München.

THALER, L. (1965): Une echelle de zones biochronologiques pour les Mammiferes du Tertiaire d'Europe. - C. R. Soc. Geol. France, 4 : S. 118; Paris.

THALER, L. (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. - Mem. Mus. nation. Hist. Natur., C 1 7 : 295 S., 25 Fig., 15 Tabl., 27 Taf.; Paris.

THENIUS, E. (1960): Die jungtertiären Wirbeltierfaunen und Landfloren des Wiener Beckens und ihre Bedeutung für die Neogenstratigraphie. - Mitt. geol. Ges., 5 2 : 203 - 209, 1 Tabl.; Wien.

THENIUS, E. (1969): Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). - 722 S., 715 Fig.; Berlin (De Gruyter).

TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. - Eclogae Geol. Helvetiae, 6 1 (2) : 549 - 575, 2 Abb.; Basel.

TOBIEN, H. (1960): Säugetierreste aus dem älteren Miozän von Ravolzhausen (Kreis Hanau, Hessen). - Notizbl. Hess. L.-amt Bodenforsch., 8 8 : 7 - 19, 2 Taf.; Wiesbaden.

VOLLMAYR, Th. (1966): Oberoligozäne Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus der süddeutschen Faltenmolasse. - Mitt. bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., 6 : 65 - 107, 6 Taf., 1 Tab., 2 Abb.; München.

WALTHER, H. & HARNICKELL, E. & MUELLER-DOMBOIS, D. (1975): Klimadiagrammkarten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde. - 33 S., 14 Abb., 9 Ktblt.; Stuttgart.

VAN DE WEERD, A. (1976): Rodent faunas of the mio-plicene continental sediments of the Teruel-Alfambra region Spain. - Utrecht micropaleont. Bull, Spec. Publ., 2 : 1 - 216, 55 Tab., 30 Fig., 16 Taf.; Meppel.

ZIMMERMANN, K. (1950): Die Randformen der europäischen Wühlmäuse. - Syllegomena Biol. (Festschrift Kleinschmidt) - Originalarbeit konnte nicht beschafft werden; zitiert nach LATTIN, G. DE 1967: 426 - 427 .

Taf. I - XVIII

Vergrößerung x 25

Mit Ausnahme der Taf. II und IV

sind alle Zähne als linke Exemplare wiedergegeben

Taf. 1

Fig. 1 - 7: Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT 1970)

Fig. 1: re. P_4, Eitensheim 1956 XVIII 18

Fig. 2: re. M_1, Eitensheim 1956 XVIII 19

Fig. 3: li. M_2, Eitensheim 1956 XVIII 20

Fig. 4: re. M_3, Eitensheim 1956 XVIII 21

Fig. 5: li. M^1, Eitensheim 1956 XVIII 22

Fig. 6: re. M^2, Eitensheim 1956 XVIII 23

Fig. 7: li. M^3, Eitensheim 1956 XVIII 24

Fig. 8 - 15: Eliomys reductus nov. sp.

Fig. 8: re. P_4, Hammerschmiede 1973 XIX 237

Fig. 9: li. M_1, Hammerschmiede 1973 XIX 238

Fig. 10: re. M_2, Holotypus. Hammerschmiede 1973 XIX 239

Fig. 11: re. M_3, Hammerschmiede 1973 XIX 240

Fig. 12: re. P^4, Hammerschmiede 1973 XIX 241

Fig. 13: li. M^1, Hammerschmiede 1973 XIX 242

Fig. 14: li. M^2, Hammerschmiede 1973 XIX 243

Fig. 15: re. M^3, Hammerschmiede 1973 XIX 244

Taf. I

Fig. 1 - 7: Prodryomys satus [illegible]

Fig. 1: li. P_4, Sandelzhausen 1959 II 822

Fig. 2: li. M_1, Sandelzhausen 1959 II 823

Fig. 3: li. M_2, Sandelzhausen 1959 II 824

Fig. 4: re. M_3, Sandelzhausen 1959 II 825

Fig. 5: li. M^1, Sandelzhausen 1959 II 826

Fig. 6: li. M^2, Holotypus. Sandelzhausen 1959 II 827

Fig. 7: li. M^3, Sandelzhausen 1959 II 828

Fig. 8 - 15: Bransatoglis astaracensis (BAUDELOT 1970)

Fig. 8: li. P_4, Sandelzhausen 1959 II 803

Fig. 9: re. M_1, Sandelzhausen 1959 II 804

Fig. 10: li. M_2, Sandelzhausen 1959 II 805

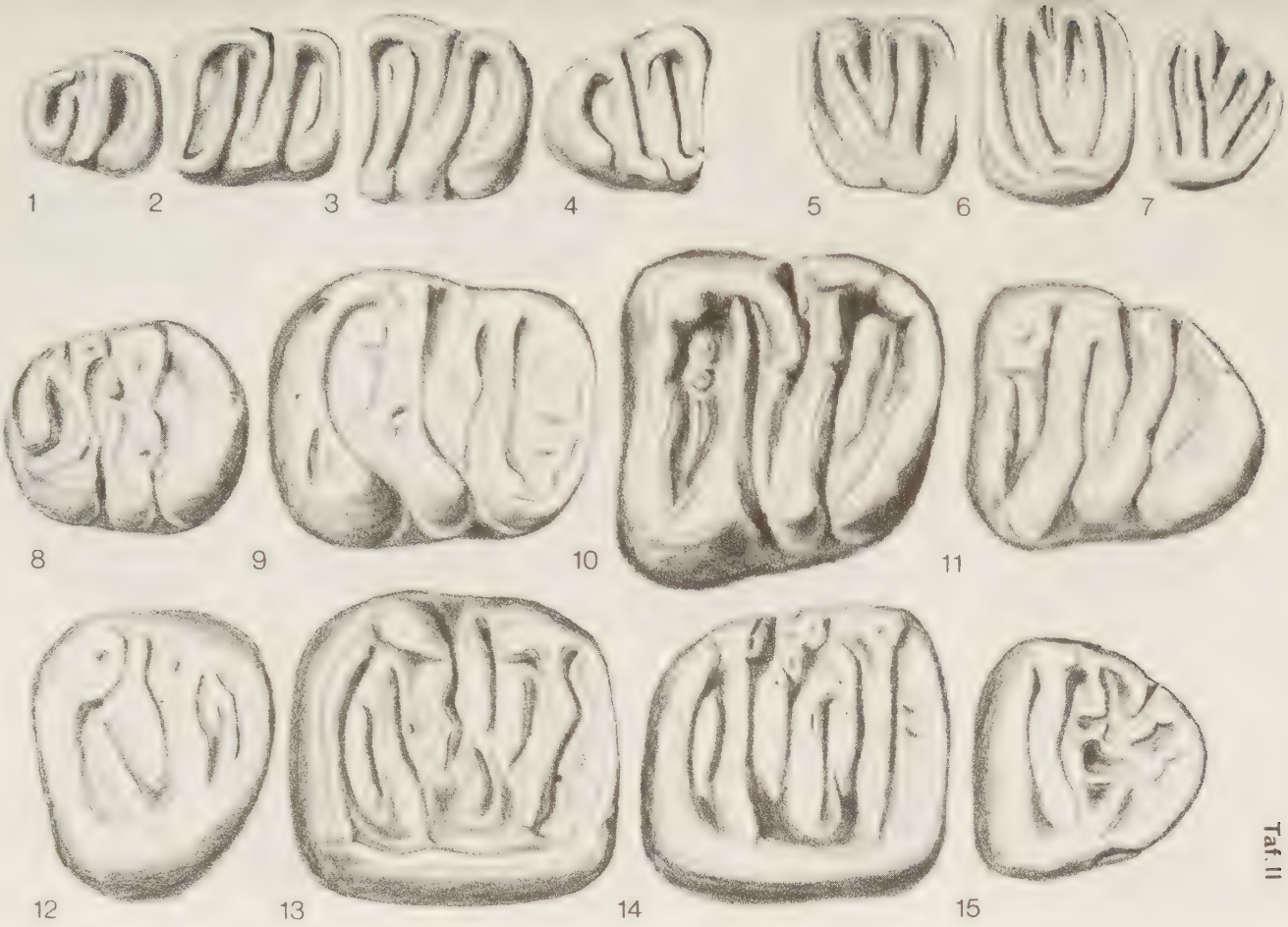
Fig. 11: li. M_3, Sandelzhausen 1959 II 806

Fig. 12: re. P^4, Sandelzhausen 1959 II 807

Fig. 13: li. M^1, Sandelzhausen 1959 II 808

Fig. 14: re. M^2, Sandelzhausen 1959 II 809

Fig. 15: li. M^3, Sandelzhausen 1959 II 810



Taf. II

Taf. III

Fig. 1 - 5: Myoglis meini (DE BRUIJN 1966)

Fig. 1: re. M_1, Kleineisenbach 1972 XVI 3

Fig. 2: li. M_2, Kleineisenbach 1972 XVI 4

Fig. 3: re. M_3, Kleineisenbach 1972 XVI 5

Fig. 4: li. P^4, Kleineisenbach 1972 XVI 6

Fig. 5: re. Oberkiefer mit M^{1-2}, Kleineisenbach 1972 XVI 7

Fig. 6: re. M_3, Hammerschmiede 1973 XIX 245

Fig. 7 - 12: Glis apertus nov. sp.

Fig. 7: re. P_4, Weißenburg 6 1961 XII 660

Fig. 8: re. M_1, Weißenburg 6 1961 XII 661

Fig. 9: re. M_2, Weißenburg 6 1961 XII 662

Fig. 10: re. P^4, Weißenburg 6 1961 XII 663

Fig. 11: re. M^1, Holotypus. Weißenburg 6 1961 XII 664

Fig. 12: re. M^2, Weißenburg 6 1961 XII 665

Taf. III

Fig. 1 – 7: *Myoglis antecedens* nov. sp.

Fig. 1: li. P^4, Erkertshofen 1962 XIX 3311

Fig. 2: li. M^1, Holotypus. Erkertshofen 1962 XIX 3312

Fig. 3: re. M^2, Erkertshofen 1962 XIX 3313

Fig. 4: li. M^3, Erkertshofen 1962 XIX 3314

Fig. 5: re. M_3, Erkertshofen 1962 XIX 3315

Fig. 6: li. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3316

Fig. 7: re. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3317

Fig. 8 – 15: *Glirudinus undosus* nov. sp.

Fig. 8: re. M_3, Erkertshofen 1962 XIX 3318

Fig. 9: re. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3319

Fig. 10: re. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3320

Fig. 11: re. P_4, Erkertshofen 1962 XIX 3321

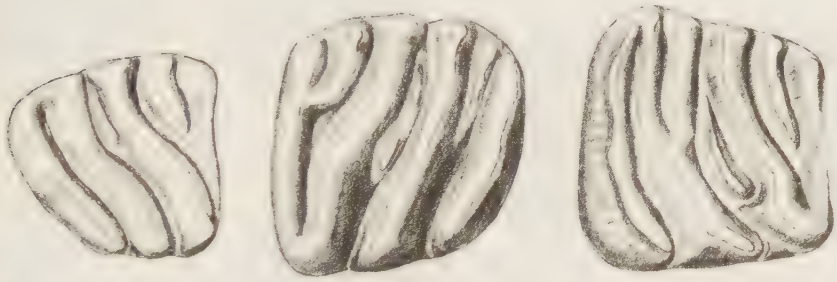
Fig. 12: li. P^4, Erkertshofen 1962 XIX 3322

Fig. 13: re. M^1, Holotypus. Erkertshofen 1962 XIX 3323

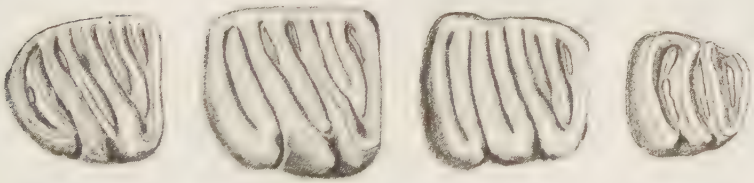
Fig. 14: [illegible]

Fig. 15: li. M^3, Erkertshofen 1962 XIX 3325

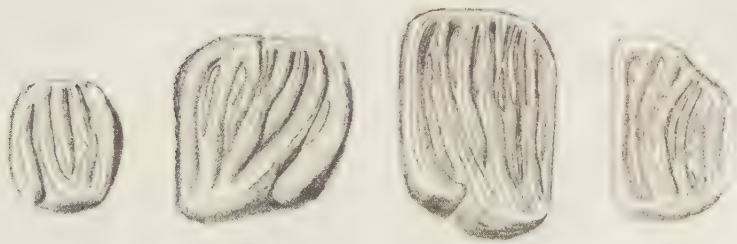
1 2 3 4



5 6 7



8 9 10 11



12 13 14 15

Taf. V

Fig. 1 - 3: Eomuscardinus sansaniensis (LARTET 1851)

Fig. 1: li. M_3, Eitensheim 1956 XVIII 25

Fig. 2: li. M^1, Eitensheim 1956 XVIII 26

Fig. 3: li. M^2, Schönenberg 1966 IX 35

Fig. 4 - 16: Eomuscardinus aff. sansaniensis (LARTET 1851)

Fig. 4: li. P^4, Kleineisenbach 1972 XVI 8

Fig. 5: li. M^1, Kleineisenbach 1972 XVI 9

Fig. 6: li. M^2, Kleineisenbach 1972 XVI 10

Fig. 7: re. P_4, Kleineisenbach 1972 XVI 11

Fig. 8: li. M_1, Kleineisenbach 1972 XVI 12

Fig. 9: li. M_2, Kleineisenbach 1972 XVI 13

Fig. 10: li. M_3, Kleineisenbach 1972 XVI 14

Fig. 11: li. M_2, Giggenhausen 1952 XIV 107

Fig. 12: li. M_3, Giggenhausen 1952 XIV 106

Fig. 13: li. P^4, Giggenhausen 1952 XIV 104

Fig. 14: li. P^4, Giggenhausen 1952 XIV 103

Fig. 15: re. M^1, Giggenhausen 1952 XIV 105

Fig. 16: li. M^2, Giggenhausen 1952 XIV 102

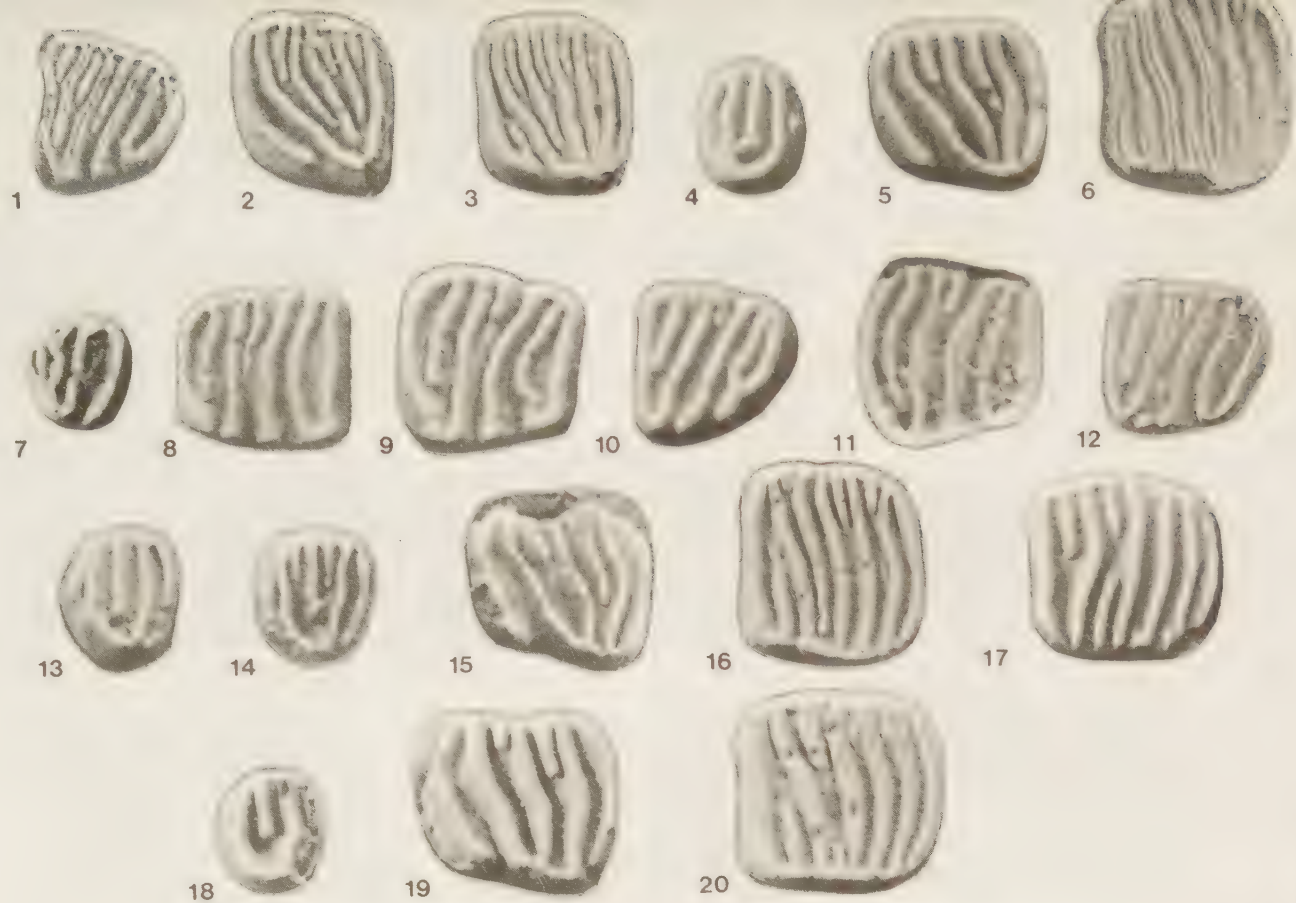
Fig. 17 - 20: Muscardinus pliocaenicus hispanicus DE BRUIJN 1966

Fig. 17: li. M^2, Marktl 1952 X 3

Fig. 18: li. P^4, Hammerschmiede 1973 XIX 246

Fig. 19: li. M^1, Hammerschmiede 1973 XIX 247

Fig. 20: re. M^2, Hammerschmiede 1973 XIX 248



Taf. V

Taf. VI

Fig. 1 - 23: Glirudinus modestus (DEHM 1950)

Fig. 1: re. P_4, Wütherich 1954 XII 524

Fig. 2: li. M_1, Wütherich 1954 XII 525

Fig. 3: re. M_1, Wütherich 1954 XII 526

Fig. 4: re. M_2, Wütherich 1954 XII 527

Fig. 5: li. M_2, Wütherich 1954 XII 528

Fig. 6: li. M_3, Wütherich 1954 XII 529

Fig. 7: li. P^4, Wütherich 1954 XII 530

Fig. 8: re. M^1, Wütherich 1954 XII 531

Fig. 9: re. M^1, Wütherich 1954 XII 532

Fig. 10: re. M^2, Wütherich 1954 XII 533

Fig. 11: li. M^2, Wütherich 1954 XII 534

Fig. 12: re. M^3, Wütherich 1954 XII 535

Fig. 13: re. P_4, Schnaitheim 1940 V 1411

Fig. 14: re. M_1, Schnaitheim 1940 V 1412

Fig. 15: re. M_1, Schnaitheim 1940 V 1413

Fig. 16: li. M_2, Schnaitheim 1940 V 1414

Fig. 17: li. M_2, Schnaitheim 1940 V 1415

Fig. 18: re. M_3, Schnaitheim 1940 V 1416

Fig. 19: li. P^4, Schnaitheim 1940 V 1417

Fig. 20: li. M^1, Schnaitheim 1940 V 1418

Fig. 21: re. M^1, Schnaitheim 1940 V 1419

Fig. 22: re. M^2, Schnaitheim 1940 V 1420

Fig. 23: li. Oberkiefer mit M^{2-3}, Schnaitheim 1940 V 1421

1

2

3

4

5

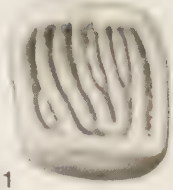
6

7

8

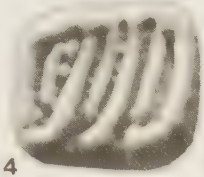
9

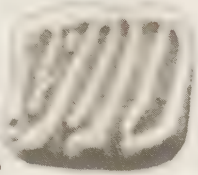
10


11

12

13


14


15

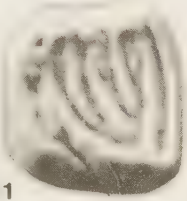
16

17

18

19

20


21

22

23

Taf. VI

Taf. VII

Fig. 1 - 15: Glirudinus gracilis (DEHM 1950)

Fig. 1: re. P_4, Wütherich 1954 XII 536

Fig. 2: re. M_1, Wütherich 1954 XII 537

Fig. 3: re. M_2, Wütherich 1954 XII 538

Fig. 4: li. M_3, Wütherich 1954 XII 539

Fig. 5: li. M_3, Wütherich 1954 XII 540

Fig. 6: re. M_3, Wütherich 1954 XII 541

Fig. 7: li. P^4, Wütherich 1954 XII 542

Fig. 8: re. M^1, Wütherich 1954 XII 543

Fig. 9: re. M^1, Wütherich 1954 XII 544

Fig. 10: li. M^2, Wütherich 1954 XII 545

Fig. 11: re. M^2, Wütherich 1954 XII 546

Fig. 12: re. M^3, Wütherich 1954 XII 547

Fig. 13: re. Unterkiefer mit P_4-M_3, Holotypus zu DEHM 1950, S. 394, Abb. 90, Wintershof-West 1937 II 10794

Fig. 14: li. Oberkiefer mit P^4-M^1, siehe auch DEHM 1950, S. 398, Abb. 101, Wintershof-West 1937 II 10811

Fig. 15: li. M^2, siehe auch DEHM 1950, S. 395, Abb. 102, Wintershof-West 1937 II 10812

Fig. 16: li. Unterkiefer mit M_1-M_3, siehe auch DEHM 1950, S. 394, Abb. 98, Wintershof-West 1937 II 10806

Fig. 17: Glirudinus modestus (DEHM 1950)

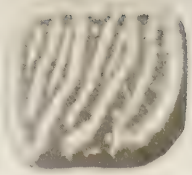
Fig. 17: li. Oberkiefer mit P^4-M^2, siehe auch DEHM 1950, S. 398, Abb. 103, Wintershof-West 1937 II 10819

1

2

3

4


5

6

7

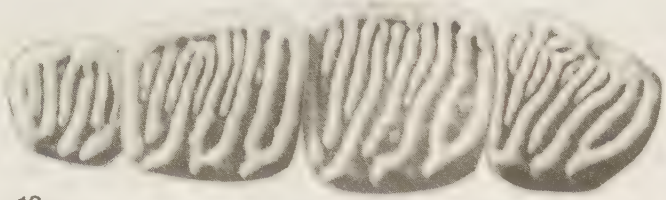
8

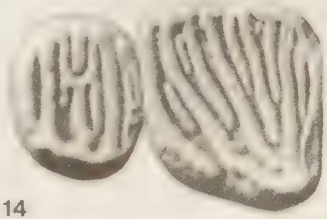
9

10

11

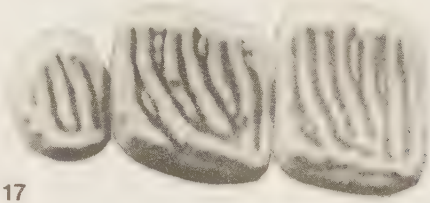
12


13


14

15

16


17

Taf. VII

Taf. VIII

Fig. 1 - 8: Paraglirulus diremptus nov. sp.

Fig. 1: li. P_4, Erkertshofen 1962 XIX 3326

Fig. 2: li. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3327

Fig. 3: re. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3328

Fig. 4: re. M_3, Erkertshofen 1962 XIX 3329

Fig. 5: li. P^4, Erkertshofen 1962 XIX 3330

Fig. 6: re. M^1, Holotypus, Erkertshofen 1962 XIX 3331

Fig. 7: li. M^2, Erkertshofen 1962 XIX 3332

Fig. 8: li. M^3, Erkertshofen 1962 XIX 3333

Fig. 9 - 15: Paraglirulus conjunctus nov. sp.

Fig. 9: li. P_4, Marktl 1952 X 27

Fig. 10: re. M_1, Holotypus, Marktl 1952 X 28

Fig. 11: re. M_2, Marktl 1952 X 23

Fig. 12: li. M_3, Marktl 1952 X 5

Fig. 13: li. P^4, Marktl 1952 X 17

Fig. 14: li. Oberkiefer mit M^{1-2}, Marktl 1952 X 8

Fig. 15: re. M^3, Marktl 1952 X 7

Fig. 16 - 24: Pseudodryomys ibericus DE BRUIJN 1966

Fig. 16: li. P_4, Schönenberg 1966 IX 74

Fig. 17: re. M_1, Schönenberg 1966 IX 75

Fig. 18: li. M_2, Schönenberg 1966 IX 76

Fig. 19: li. P^4, Schönenberg 1966 IX 77

Fig. 20: li. M^1, Schönenberg 1966 IX 78

Fig. 21: li. M^1, Schönenberg 1966 IX 79

Fig. 22: re. M^2, Schönenberg 1966 IX 80

Fig. 23: re. M^2, Schönenberg 1966 IX 81

Fig. 24: re. M^3, Schönenberg 1966 IX 82

Taf. VIII

Fig. 1 - 10: Pseudocentrales simplicissimae De Stefani fec.

Fig. 1: Ansicht von D^4, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 2: Ansicht von W^0, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 3: Ansicht von W^1, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 4: Ansicht von W^2, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 5: Ansicht von F_4, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 6: Ansicht von W_0, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 7: Ansicht von W_1, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 8: Ansicht von W_2, Schaberg 1965 Mikr. 50°

Fig. 9 - 22: Pseudocentrales simplicissimae De Stefani fec.

Fig. 9: Ansicht von T_0, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 10: Ansicht von W_1, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 11: Ansicht von W_2, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 12: Oberkiefer mit D^4-W^0, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 13: Ansicht von W^0, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 14: Ansicht von D^4, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 15: Ansicht von T^0, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 16: Ansicht von W^1, Schmeltzeit 1940 Mikr. 1:400

Fig. 17: Ansicht von [illegible], [illegible]

Fig. 18: Ansicht von [illegible], [illegible]

Fig. 19: Ansicht von [illegible], [illegible]

Fig. 20: Ansicht von [illegible], [illegible]

Fig. 21: Ansicht von [illegible], [illegible]

Taf. IX

Fig. 1 - 24: Miodyromys hamadryas biradiculus n. ssp.

Fig. 1: re. P_4, Wütherich 1954 XII 548

Fig. 2: re. M_1, Wütherich 1954 XII 549

Fig. 3: re. M_1, Wütherich 1954 XII 550

Fig. 4: li. M_2, Wütherich 1954 XII 551

Fig. 5: re. M_2, Wütherich 1954 XII 552

Fig. 6: re. M_3, Wütherich 1954 XII 553

Fig. 7: li. P^4, Wütherich 1954 XII 554

Fig. 8: li. M^1, Wütherich 1954 XII 555

Fig. 9: li. M^1, Wütherich 1954 XII 556

Fig. 10: li. M^2, Wütherich 1954 XII 557

Fig. 11: re. M^2, Wütherich 1954 XII 558

Fig. 12: li. M^3, Wütherich 1954 XII 559

Fig. 13: li. P_4, Schnaitheim 1940 V 1431

Fig. 14: re. M_1, Schnaitheim 1940 V 1432

Fig. 15: li. M_1, Schnaitheim 1940 V 1433

Fig. 16: re. M_2, Schnaitheim 1940 V 1434

Fig. 17: re. M_2, Schnaitheim 1940 V 1435

Fig. 18: re. M_3, Schnaitheim 1940 V 1436

Fig. 19: li. P^4, Schnaitheim 1940 V 1437

Fig. 20: li. M^1, Schnaitheim 1940 V 1438

Fig. 21: li. M^1, Schnaitheim 1940 V 1439

Fig. 22: li. M^2, Schnaitheim 1940 V 1440

Fig. 23: re. M^2, Schnaitheim 1940 V 1441

Fig. 24: li. M^3, Schnaitheim 1940 V 1442

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Taf. XI

Fig. 1 - 12: Miodyromys hamadras biradiculus n. ssp.

Fig. 1: li. P_4, Erkertshofen 1962 XIX 3334

Fig. 2: li. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3335

Fig. 3: re. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3336

Fig. 4: re. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3337

Fig. 5: re. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3338

Fig. 6: li. M_3, Erkertshofen 1962 XIX 3339

Fig. 7: li. P^4, Erkertshofen 1962 XIX 3340

Fig. 8: li. M^1, Erkertshofen 1962 XIX 3341

Fig. 9: li. M^1, Erkertshofen 1962 XIX 3342

Fig. 10: re. M^2, Erkertshofen 1962 XIX 3343

Fig. 11: li. M^2, Erkertshofen 1962 XIX 3344

Fig. 12: re. M^3, Erkertshofen 1962 XIX 3345

Fig. 13 - 24: Miodyromys hamadryas hamadryas (MAYOR 1899)

Fig. 13: li. P_4, Adelschlag 1956 XIX 9

Fig. 14: re. M_1, Adelschlag 1956 XIX 10

Fig. 15: li. M_1, Adelschlag 1956 XIX 11

Fig. 16: re. M_2, Adelschlag 1956 XIX 12

Fig. 17: li. M_2, Adelschlag 1956 XIX 13

Fig. 18: re. M_3, Adelschlag 1956 XIX 14

Fig. 19: li. P^4, Adelschlag 1956 XIX 15

Fig. 20: re. M^1, Adelschlag 1956 XIX 16

Fig. 21: re. M^1, Adelschlag 1956 XIX 17

Fig. 22: li. M^2, Adelschlag 1956 XIX 18

Fig. 23: li. M^2, Adelschlag 1956 XIX 19

Fig. 24: re. M^3, Adelschlag 1956 XIX 20

Taf. XI

Taf. XII

Fig. 1 - 10: Miodyromys aegercii (GAUDELOT 1972)

Fig. 1: re. Unterkiefer mit P_4-M_2, Sandelzhausen 1959 II 837

Fig. 2: li. M^1, Sandelzhausen 1959 II 839

Fig. 3: re. M^2, Sandelzhausen 1959 II 839

Fig. 4: re. M^3, Sandelzhausen 1959 II 840

Fig. 5: li. P_4, Sandelzhausen 1959 II 841

Fig. 6: li. M_1, Sandelzhausen 1959 II 842

Fig. 7: li. M_2, Sandelzhausen 1959 II 843

Fig. 8: li. M_3, Sandelzhausen 1959 II 844

Fig. 9: li. M_1, Sandelzhausen 1959 II 845

Fig. 10: li. M_3, Sandelzhausen 1959 II 846

Fig. 11 - 16: Eliomys assimilis n. sp.

Fig. 11: re. M^1, Hammerschmiede 1973 XIX 249

Fig. 12: re. M^2, Hammerschmiede 1973 XIX 250

Fig. 13: li. M^2, Hammerschmiede 1973 XIX 251

Fig. 14: re. M^3, Holotypus. Hammerschmiede 1973 XIX 252

Fig. 15: re. M_1, Hammerschmiede 1973 XIX 253

Fig. 16: li. M_3, Hammerschmiede 1973 XIX 254

Taf. XIII

Fig. 1 - 16: Miodyromys aegercii (BAUDELOT 1972)

Fig. 1: re. P_4, Goldberg 1966 XXXIV 539

Fig. 2: li. P_4, Goldberg 1966 XXXIV 540

Fig. 3: re. P_4, Goldberg 1966 XXXIV 541

Fig. 4: li. P_4, Goldberg 1966 XXXIV 542

Fig. 5: li. M_1, Goldberg 1966 XXXIV 543

Fig. 6: re. M_1, Goldberg 1966 XXXIV 544

Fig. 7: re. M_1, Goldberg 1966 XXXIV 545

Fig. 8: re. M_1, Goldberg 1966 XXXIV 546

Fig. 9: re. M_2, Goldberg 1966 XXXIV 547

Fig. 10: re. M_2, Goldberg 1966 XXXIV 548

Fig. 11: li. M_2, Goldberg 1966 XXXIV 549

Fig. 12: re. M_2, Goldberg 1966 XXXIV 550

Fig. 13: li. M_3, Goldberg 1966 XXXIV 551

Fig. 14: re. M_3, Goldberg 1966 XXXIV 552

Fig. 15: re. M_3, Goldberg 1966 XXXIV 553

Fig. 16: li. M_3, Goldberg 1966 XXXIV 554

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Fig. 1 - 16: Miodyromys aegercii (BAUDELOT 1972)

Fig. 1: re. P^4, Goldberg 1966 XXXIV 555

Fig. 2: re. P^4, Goldberg 1966 XXXIV 556

Fig. 3: li. P^4, Goldberg 1966 XXXIV 557

Fig. 4: re. P^4, Goldberg 1966 XXXIV 558

Fig. 5: re. M^1, Goldberg 1966 XXXIV 559

Fig. 6: li. M^1, Goldberg 1966 XXXIV 560

Fig. 7: li. M^1, Goldberg 1966 XXXIV 561

Fig. 8: re. M^1, Goldberg 1966 XXXIV 562

Fig. 9: re. M^2, Goldberg 1966 XXXIV 563

Fig. 10: re. M^2, Goldberg 1966 XXXIV 564

Fig. 11: li. M^2, Goldberg 1966 XXXIV 565

Fig. 12: li. M^2, Goldberg 1966 XXXIV 566

Fig. 13: re. M^3, Goldberg 1966 XXXIV 567

Fig. 14: re. M^3, Goldberg 1966 XXXIV 568

Fig. 15: li. M^3, Goldberg 1966 XXXIV 569

Fig. 16: li. M^3, Goldberg 1966 XXXIV 570

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

Fig. 1 - 23: Paraglirulus werenfelsi ENGESSER 1972

Fig. 1: li. P_4, Schönenberg 1966 IX 36

Fig. 2: li. M_1, Schönenberg 1966 IX 37

Fig. 3: li. M_2, Schönenberg 1966 IX 38

Fig. 4: li. M^1, Schönenberg 1966 IX 39

Fig. 5: re. M^2, Schönenberg 1966 IX 40

Fig. 6: li. P_4, Kleineisenbach 1972 XVI 15

Fig. 7: li. M_1, Kleineisenbach 1972 XVI 16

Fig. 8: li. M_2, Kleineisenbach 1972 XVI 17

Fig. 9: li. M_3, Kleineisenbach 1972 XVI 18

Fig. 10: li. P^4, Kleineisenbach 1972 XVI 19

Fig. 11: li. M^2, Kleineisenbach 1972 XVI 20

Fig. 12: re. M_1, Giggenhausen 1952 XIV 109

Fig. 13: re. M_2, Giggenhausen 1952 XIV 110

Fig. 14: li. M_3, Giggenhausen 1952 XIV 119

Fig. 15: li. D^4, Giggenhausen 1952 XIV 111

Fig. 16: li. M^1, Giggenhausen 1952 XIV 112

Fig. 17: li. M^2, Giggenhausen 1952 XIV 117

Fig. 18: li. M^3, Giggenhausen 1952 XIV 108

Fig. 19: re. M_2, Marktl 1952 X 34

Fig. 20: re. M_3, Marktl 1952 X 107

Fig. 21: li. P^4, Marktl 1952 X 1[illegible]

Fig. 22: re. M^1, Marktl 1952 X 35

Fig. 23: li. M^2, Marktl 1952 X 109

Taf. XVI

Taf. XVII

Fig. 1 - 24: Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG 1941)

Fig. 1: re. P_4, Schnaitheim 1940 V 1443

Fig. 2: li. M_1, Schnaitheim 1940 V 1444

Fig. 3: li. M_2, Schnaitheim 1940 V 1445

Fig. 4: re. M_3, Schnaitheim 1940 V 1446

Fig. 5: li. P^4, Schnaitheim 1940 V 1447

Fig. 6: li. M^1, Schnaitheim 1940 V 1448

Fig. 7: li. M^2, Schnaitheim 1940 V 1449

Fig. 8: re. M^3, Schnaitheim 1940 V 1450

Fig. 9: li. P_4, Erkertshofen 1962 XIX 3346

Fig. 10: li. M_1, Erkertshofen 1962 XIX 3347

Fig. 11: re. M_2, Erkertshofen 1962 XIX 3348

Fig. 12: re. M_3, Erkertshofen 1962 XIX 3349

Fig. 13: li. P^4, Erkertshofen 1962 XIX 3350

Fig. 14: re. M^1, Erkertshofen 1962 XIX 3351

Fig. 15: li. M^2, Erkertshofen 1962 XIX 3352

Fig. 16: li. M^3, Erkertshofen 1962 XIX 3353

Fig. 17 - 24: Microdyromys praemurinus (FREUDENBERG 1941)

Fig. 17: re. P_4, Schönenberg 1966 IX 42

Fig. 18: re. M_1, Schönenberg 1966 IX 43

Fig. 19: li. M_2, Schönenberg 1966 IX 44

Fig. 20: li. M_3, Schönenberg 1966 IX 45

Fig. [illegible]: [illegible], Schönenberg 1966 [illegible]

Fig. [illegible] – 32: Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT 1970)

Fig. 28: re. M_2, Sandelzhausen [illegible] II 1113

Fig. 29: li. M_1, Sandelzhausen [illegible] II 1114

Fig. 27: re. M_2, Sandelzhausen 1959 II 1115

Fig. [illegible]: re. M_2, Sandelzhausen 1959 II 1116

Fig. 29: re. P^4, Sandelzhausen 1959 II 1117

Fig. 30: re. M^1, Sandelzhausen 1959 II 1118

Fig. 31: li. P^2, Sandelzhausen 1959 II 1119

Fig. 32: li. P^3, Sandelzhausen 1959 II 1120

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32

Taf. XVI

Fig. 1 - 3: Miodyromys aegercii (BAUDELOT 1972)

Fig. 1: li. Unterkiefer P_4-M_3, 1926 V 62 a, Original zu STROMER 1928, Taf. 2, Fig. 8

Fig. 2: re. Unterkiefer M_{2-3}, 1926 V 62 b, Original zu STROMER 1928, Taf. 2, Fig. 8

Fig. 3: re. M^2, 1927 VIII 18, Original zu STROMER 1928, Taf. 2, Fig. 7

Fig. 4 - 9: Miodyromys vagus nov. sp.

Fig. 4: li. P_4, Hesselohe 1950 XXXI 22

Fig. 5: re. M_1, Hesselohe 1950 XXXI 5

Fig. 6: re. M_2, Hesselohe 1950 XXXI 12

Fig. 7: re. P^4, Hesselohe 1950 XXXI 24

Fig. 8: . M^1, Holotypus. Hesselohe 1950 XXXI 9

Fig. 9: re. M^2, Hesselohe 1950 XXXI 15

Fig. 10 - 17: Miodyromys aegercii (BAUDELOT 1972)

Fig. 10: re. P_4, Kleineisenbach 1972 XVI 21

Fig. 11: re. M_1, Kleineisenbach 1972 XVI 22

Fig. 12: li. M_2, Kleineisenbach 1972 XVI 23

Fig. 13: re. M_3, Kleineisenbach 1972 XVI 24

Fig. 14: li. P^4, Kleineisenbach 1972 XVI 25

Fig. 15: re. M^1, Kleineisenbach 1972 XVI 26

Fig. 16: re. M^2, Kleineisenbach 1972 XVI 27

Fig. 17: li. M^3, Kleineisenbach 1972 XVI 28

Taf.XVII

Lebenslauf

Am 16.3.1941 wurde ich, Helmut Mayr, als einziges Kind des Kapellmeisters Sigismund Mayr und seiner Ehefrau Maria Mayr, geb. Bopp, in München geboren.

Die Volksschule besuchte ich von 1946 bis 1951 in München, wechselte 1951 auf das humanistische Wilhelms-Gymnasium über und legte dort im Herbst 1961 die Reifeprüfung ab.

Im Wintersemester 1961 begann ich an der Ludwig-Maximilians-Universität mit dem Studium der Geologie, Paläontologie und Geographie. 1964 legte ich die Diplom-Vorprüfung in Geologie ab, 1968 folgte die Diplom-Hauptprüfung. 1969 bis 1971 verbrachte ich als kartierender Geologe in Südspanien. Von 1971 bis 1974 war ich wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Paläontologie und historische Geologie und begann mit meiner Dissertation unter der Leitung meines Lehrers Prof. Dr. V. Fahlbusch. Aus beruflichen und privaten Gründen wurde die Fertigstellung der Arbeit mehrfach unterbrochen. Seit 1. Februar 1979 bin ich wissenschaftlicher Angestellter an der Sammlung des Institutes für Paläontologie und historische Geologie und befasse mich mit der Anfertigung eines Typen-Kataloges.

Meine akademischen Lehrer waren:

Angenheister, Autrum, Bodechtel, Brauner, Dachs, Dehm, Faessler, Fahlbusch, Fehn, Fischer, Förtsch, Forster, Grimm, Hagn, Herm, Jung, Klemm, Maucher, Menzer, Merxmüller, Neumaier, Schaefer, Schmidt-Thome, Wiberg, Wilhelm, Wurster.